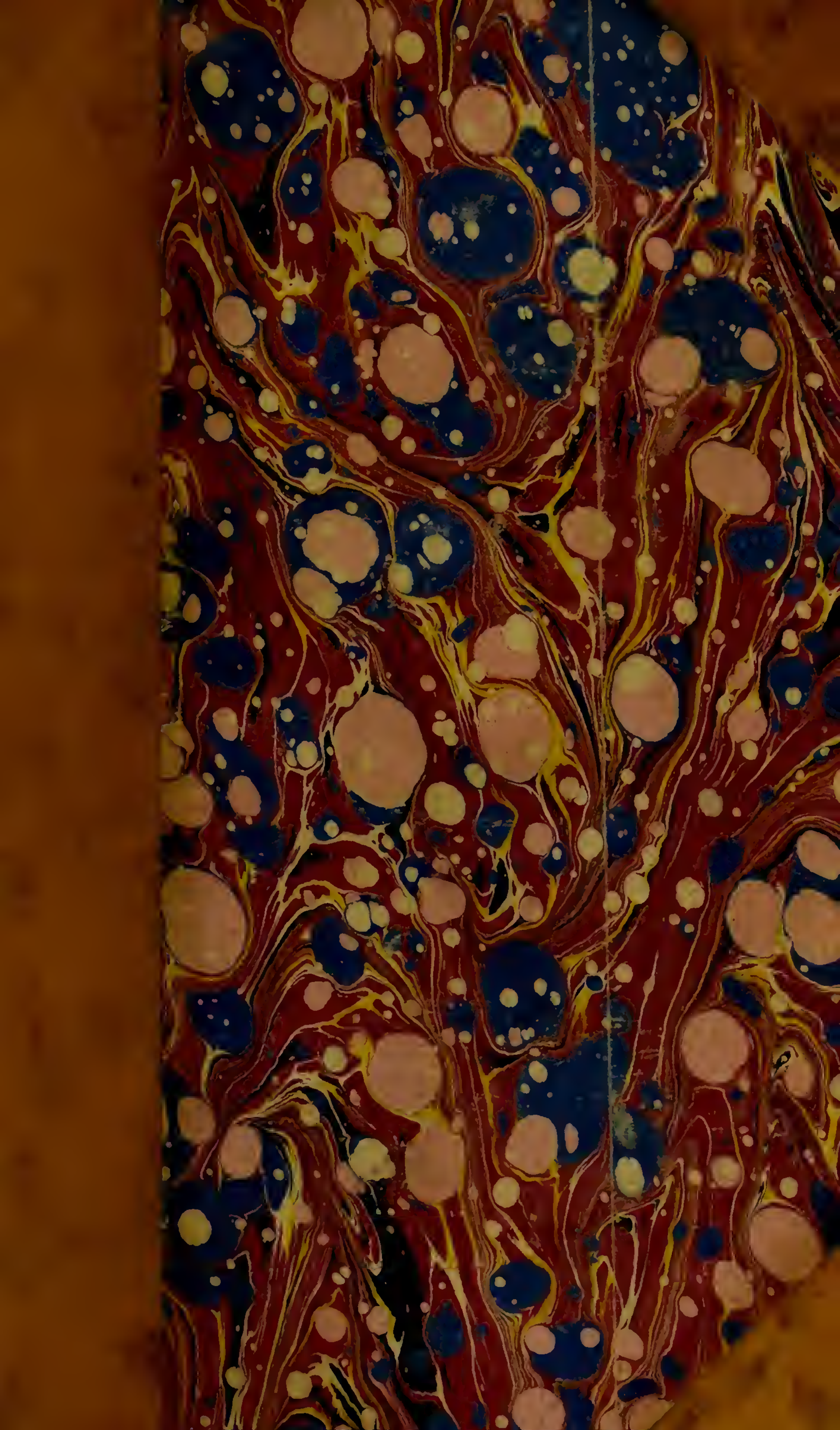
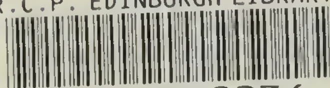


OB. 9



DE LA DISTINCTION ORIGINELLE

DU

TESTICULE ET DE L'OVAIRE;

CARACTÈRE SEXUEL DES DEUX FEUILLETS PRIMORDIAUX DE L'EMBRYON; HERMAPHRODISME MORPHOLOGIQUE DE TOUTE INDIVIDUALITÉ ANIMALE; ESSAI D'UNE THÉORIE DE LA FÉCONDATION;

PAR

ÉDOUARD VAN BENEDEN,

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE, MEMBRE DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.



BRUXELLES,

F. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE.

—

1874

Extrait des *Bulletins de l'Académie royale de Belgique*,
2me série, tome XXXVII, nº 5; mai 1874.

DE LA DISTINCTION ORIGINELLE

DU

TESTICULE ET DE L'OVAIRE;

CARACTÈRE SEXUEL DES DEUX FEUILLETS PRIMORDIAUX DE L'EMBRYON; HERMAPHRODISME MORPHOLOGIQUE DE TOUTE INDIVIDUALITÉ ANIMALE; ESSAI D'UNE THÉORIE DE LA FÉCONDATION.

PREMIÈRE PARTIE.

I. Introduction. Homologie de l'ectoderme et de l'endoderme dans les divisions primaires du règne animal. II. Historique des recherches faites sur l'origine des produits sexuels chez les Polypes (1). III. Études sur l'*Hydractinia echinata.*

I. — INTRODUCTION.

Huxley fut le premier qui démontra que tout l'organisme des Zoophytes, Méduses et Polypes, Hydroïdes et Siphonophores peut se ramener à un sac formé de deux couches cellulaires adjacentes : l'ectoderme et l'endoderme (Allman) et qui considéra cette proposition comme exprimant la loi générale de structure chez les Zoophytes (2). Quoique

---

(1) J'emploie cette dénomination dans le sens que mon père lui a attribué (1845) pour désigner les Polypes, les Acalèphes et les Spongiaires; comme synonyme de Cœlentérés (1847, Leuckart) et de Zoophytes (Hæckel).

(2) *Observations upon the anatomy of the Diphydæ and the unity of organisation of the Diphydæ and Siphonophoræ* (Envoyé d'Australie à la

l'on ne songeât pas encore à cette époque à rechercher des homologies entre les Vertébrés et les animaux inférieurs, Huxley comprit toute la portée de sa découverte. Il reconnut et formula dans un langage clair et précis son opinion sur l'homologie qu'il croyait exister entre l'ectoderme et l'endoderme des Cœlentérés et les deux feuillets cellulaires primordiaux des vertébrés.

Voici en quels termes il exprima cette idée :

« The peculiarity in the structure of the body-walls of the Hydrozoa, to which I have just referred, possesses a singular interest in its bearing upon the truth that there is a certain similarity between the adult states of the lower animals and the embryonic conditions of higher organisation.

For it is well known that, in a very early state, the germ, even of the highest animals is a more or less complete sac, whose thin wall is divisible into two membranes, an inner and an outer; the latter, turned towards the external world; the former, in relation with the nutritive liquid, the yelk.

...... The various organs are produced by a process of budding from one, or other, or both of these primary layers of the germ. »

Il cherche même a établir un parallélisme, au point de vue histogénique, entre l'ectoderme des Zoophytes et le feuillet externe de l'embryon des vertébrés d'un côté,

---

Linnean Society en 1847 et publié dans les PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY en juin 1849).

La même opinion se trouve généralisée et exposée plus complétement dans un travail publié la même année, *Memoir on the anatomy and affinities of the Medusæ.*

l'endoderme et le feuillet interne de l'autre. Il conclut en disant : « Thus there is a very real and genuine analogy, between the adult Hydrozoon and the embryonic vertebrate animal. »

Toutes les recherches embryogéniques faites dans ces dernières années sur les premières phases du développement embryonnaire des animaux de tous les embranchements, sont venues confirmer, en l'étendant à l'ensemble du règne animal, l'opinion de l'illustre naturaliste anglais. Et au premier rang des travaux faits dans cette direction se placent sans contredit ceux de Kowalewsky : en montrant l'identité du développement de l'Amphioxus et des Ascidies, il combla d'un seul coup l'abîme jugé infranchissable qui séparait l'embranchement des vertébrés de tous les organismes inférieurs. Les importantes publications du même auteur sur les autres types d'organisation, jointes à celles de Gegenbauer, de Hæckel, de Ray Lankester, de Kleinenberg et de quelques autres, ont eu pour résultat d'étendre à l'ensemble du règne animal cette grande conception que toutes les parties des organismes animaux se forment aux dépens de deux feuillets cellulaires primordiaux, et partout homologues.

Ces idées viennent d'être longuement développées et brillamment défendues dans deux écrits d'une haute portée philosophique : Hæckel a exposé, dans sa brochure *Die Gastræa-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreiches und die Homologie der Keimblätter*, une théorie qu'il avait énoncée tout d'abord dans sa Monographie des éponges calcaires. Des idées analogues, et à plusieurs égards tout à fait identiques, ont été publiées en Angleterre dans les *Annals and Magazine of natural History* sous le titre : « *On the Primitive Cell-layers of the Embryo as*

the Basis of Genealogical Classification of Animals » par mon ami E. Ray Lankester.

Tous les animaux pluricellulaires, chez lesquels le développement débute par le fractionnement de la cellule-œuf, passent dans le cours de leur évolution par une même forme embryonnaire, celle d'un sac dont les parois minces sont constituées par deux couches adjacentes; l'endoderme et l'ectoderme. La première circonscrit immédiatement une cavité qui est le tube digestif primordial; la seconde limite extérieurement le corps de l'embryon; elle seule peut être impressionnée par les causes externes. — La cavité digestive communique avec l'extérieur par un seul orifice qui sert à la fois de bouche et d'anus. — L'embryon se réduit à une cavité digestive, qui n'est qu'un simple estomac; Hæckel a proposé de donner à cette forme primordiale le nom de *Gastrula*. — Comme cette forme embryonnaire se rencontre chez les Vertébrés aussi bien que chez les Mollusques, les Arthropodes, les Échinodermes, les Vers et les Polypes, il est clair que l'ectoderne est homologue chez les différents types d'organisation; que l'endoderme a chez tous la même valeur morphologique; que la cavité digestive primordiale des Vertébrés et celle de tous les autres types d'organisation ont la même signification anatomique. L'existence de cette forme commune dans le cours de l'évolution de tous les animaux métazoaires, permet de les ramener à une souche commune; il y a convergence des grands types d'organisation et non parallélisme, comme on l'avait admis depuis Cuvier et von Bäer. Enfin, on peut en induire l'existence, à une époque géologique reculée, d'organismes semblables à la forme *Gastrula*; ces organismes, probablement variés de mille manières dans leur forme et dans leurs caractères extérieurs, ont été la

souche commune des Vertébrés, des Arthropodes, des Mollusques, des Échinodermes, des Vers et des Zoophytes; ils constituaient le groupe très-nombreux des Gastræades (Hæckel).

Si l'endoderme et l'ectoderme sont homologues chez tous les Métazoaires, on est en droit de supposer que ces deux feuillets cellulaires ont aussi chez tous la même valeur histogénique et que les mêmes systèmes organiques se développent dans les différents types d'organisation aux dépens des mêmes feuillets primitifs.

Cette induction a été déjà pleinement confirmée en ce qui concerne le système nerveux central qui se développe chez tous les animaux aux dépens de l'ectoderme.

Dès lors, il est indifférent, si l'on veut connaître l'origine d'un appareil, de la rechercher dans l'un ou l'autre type d'organisation; les résultats pourront s'étendre à l'ensemble du règne animal et recevoir une portée générale.

Or, de tous les types d'organisation celui qui se prête le mieux à la recherche de cette question capitale de l'origine des systèmes organiques, c'est celui des Polypes, encore appelés Zoophytes ou Cœlentérés. Chez eux, en effet, l'ectoderme et l'endoderme persistent avec leurs caractères embryonnaires pendant toute la durée de la vie; tous les organes des Zoophytes ne sont qu'une dépendance de l'un ou l'autre de ces feuillets, quelquefois des deux feuillets réunis.

La forme polype se ramène avec la plus grande facilité à la Gastrula dont toutes les parties se conservent sans subir de grandes modifications pendant tout le cours de l'existence.

II. — Historique.

La question de l'origine des organes sexuels, de l'ovaire et du testicule, de l'œuf et du spermatozoïde est peut-être la plus importante de toutes celles dont la solution peut être donnée par l'histogénie. Aussi a-t-elle été l'objet d'un grand nombre d'investigations. Elle a été étudiée chez les Vertébrés, mais plus encore chez les Zoophytes. Les solutions qu'on en a données, basées en apparence sur les recherches les plus minutieuses, sont si diverses, et en même temps affirmées avec tant d'assurance, qu'il n'est pas possible, en se fondant sur les renseignements publiés jusqu'aujourd'hui, de se faire une conviction personnelle, et de prendre parti pour l'une ou pour l'autre opinion. Tandis que les uns soutiennent de la manière la plus positive que les œufs et les spermatozoïdes se forment aux dépens de l'endoderme, les autres certifient d'une façon aussi absolue l'origine ectodermique des produits sexuels.

Tous ceux qui se sont occupés de l'organisation des Zoophytes et qui ont étudié, à quelque point de vue que ce soit, leurs organes sexuels, ont reconnu que les œufs et les spermatozoïdes se développent entre l'ectoderme et l'endoderme. Rien n'est plus facile que de constater qu'il en est bien ainsi, au moins en apparence, et les sporosacs aussi bien que les Méduses libres laissent apercevoir les œufs et le testicule entre ces deux membranes. Sur ce point, du reste, toutes les affirmations sont unanimes. Les divergences commencent seulement quand il s'agit de décider quelle est l'origine primitive des produits sexuels.

Lorsque Huxley commença la série de ses publications

sur la morphologie des Hydrozoaires, Will et Milne Edwards avaient déjà établi que chez les Méduses les organes sexuels sont toujours en connexion avec quelque partie du système gastro-vasculaire; mais ces naturalistes n'avaient pas cherché à déterminer la nature de cette connexion. Dans son célèbre mémoire sur l'anatomie et les affinités des Méduses (1), Huxley décrit l'ovaire et le testicule des Cryptocarpées, des Phanérocarpées et des Rhizostomides comme étant formés à la fois par l'ectoderme et par l'endoderme; il reconnaît que toujours les œufs et les spermatozoïdes se trouvent en voie de développement entre les deux membranes, sans les faire dériver ni de l'une ni de l'autre. Dans ses *Oceanic Hydrozoa*, il se prononce, quoique avec réserve, en faveur de l'origine ectodermique des produits sexuels : « The reproductive organs consist, troughout the Hydrozoa, of spermaria and ovaria, portions of the tissue of the wall of the hydrosoma, and *I believe, more particularly of the ectoderm, metamorphosed into spermatozoa or ova* (2). »

Kölliker (3), au contraire, affirme positivement que les œufs aussi bien que les spermatozoïdes se forment invariablement aux dépens des cellules de l'endoderme. Allman a toujours défendu la même thèse. Il a déclaré, dans un grand nombre de publications successives, que ses observations ne laissent aucun doute relativement à l'origine endodermique des produits sexuels; il a formulé son opinion dans sa magnifique Monographie des Hydroïdes gym-

---

(1) *On the Anatomy and the Affinities of the Family of the Medusæ.* PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS, 1849. Part. I, pages 420 et suivantes.

(2) *The Oceanic Hydrozoa*, publié par la *Ray Society*, 1858, page 16.

(3) *Icones Histiologicæ*, 1866. Part. II, page 89.

noblastiques (1), et tout récemment encore il a maintenu la même manière de voir quand il a rendu compte des recherches de F. E. Schulze (2) et de Kleinenberg (3).

Allman signale la divergence qui existe entre ses observations et les résultats auxquels Kleinenberg est arrivé par ses études sur l'Hydre d'eau douce. « Dans les Hydroïdes marins, dit Allman, les éléments sexuels se forment aux dépens d'une couche homogène, qui apparaît entre l'endoderme et l'ectoderme du manubrium d'un gonophore, et il faut bien reconnaître que jusqu'à présent nous n'avons pas de raison pour la faire dériver plutôt de l'une que de l'autre des deux membranes. Les œufs et les spermatozoïdes se différencient aux dépens de cette couche qui s'épaissit rapidement. Son accroissement s'opère comme si elle subissait constamment de nouvelles additions du côté de l'endoderme, ce qui me porte à croire qu'elle s'épaissit par transformation progressive du tissu endodermique. Toujours est-il que les éléments reproducteurs se développent dans une direction centrifuge, que les œufs et les spermatozoïdes les plus avancés dans leur développement se trouvent toujours au contact de l'ectoderme et les moins mûrs dans le voisinage de l'endoderme. Ces faits ne démontrent pas d'une manière absolue l'origine endodermique des produits sexuels; mais elles la rendent extrêmement probable. » Un autre fait qu'Allman invoque en faveur

---

(1) *A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroïds*, 1872, page 149.

(2) *Remarks on Prof. Schulze's Memoir on Cordylophora lacustris*. QUARTERLY JOURNAL FOR MICROSC. SC., *new series*. Vol. XII, 1872.

(3) *Some Account on Kleinenberg's Researches on the Anatomy and development of Hydra*. IBID.

de son opinion, c'est l'existence, dans certains cas, d'une membrane mince à la face extérieure des produits sexuels, de manière à séparer ceux-ci du contact immédiat de l'ectoderme. Cette membrane, Allman la considère comme n'étant autre chose que la lamelle musculaire de Kleinenberg.

Les Spongiaires comme les Cœlentérés sont constitués d'un endoderme et d'un ectoderme. Hæckel fait dériver de l'endoderme les œufs aussi bien que les spermatozoïdes des Éponges calcaires. Chez les Spongiaires il n'existe ni ovaire ni testicule proprement dit; les œufs et les spermatozoïdes peuvent se former par différenciation des cellules de l'endoderme en n'importe quel point du système canaliculaire. Cependant Hæckel a conservé un doute relativement à cette origine, surtout en ce qui concerne les œufs. Les œufs montrent chez tous les Spongiaires des mouvements amœboïdes extrêmement actifs et ils voyagent non-seulement à l'intérieur des canaux de l'Éponge, mais même dans l'épaisseur des tissus; aussi les trouve-t-on fréquemment entre l'endoderme et l'ectoderme, voire même au milieu des cellules de cette dernière membrane. Hæckel dit explicitement que la question de l'origine et de la situation primordiale des produits sexuels est la plus difficile et la plus obscure de toutes celles qui se présentent dans l'étude de l'histologie des Éponges, et il ajoute : « et des Zoophytes en général (1). »

Dès 1864 ses études sur l'organisation et le développements des Geryonides avaient fait dire à Hæckel que chez

---

(1) *Monographie der Kalkschwämme*, vol. 1, pp. 144 et suiv. et aussi p. 470.

ces Méduses les œufs aussi bien que les spermatozoïdes se forment aux dépens de l'endoderme (1).

Les recherches de Keferstein et de Ehlers (2), de Claus et de P.-E. Müller chez les Siphonophores, de F.-E. Schulze sur les *Cordylophora*, enfin de Kleinenberg sur l'Hydre d'eau douce, tendent à démontrer, tout au contraire, que les produits sexuels dérivent de l'ectoderme.

Keferstein et Ehlers n'ont pas fait de cette question de l'origine des produits sexuels une étude spéciale. Ils affirment que ces produits naissent du feuillet ectodermique; mais nulle part ils ne rendent compte des observations qui leur ont fait adopter cette manière de voir. Aucune description du mode de formation des œufs ou du testicule n'est donnée dans leur mémoire.

Claus (3) a décrit après Huxley, Keferstein, Ehlers et Gegenbauer le développement d'un bourgeon cellulaire qui, dans les cloches sexuelles des Siphonophores, se forme aux dépens de l'ectoderme et qui donnerait naissance, d'après lui, aux produits sexuels mâles et femelles.

Tout récemment un excellent observateur danois, P.-E. Müller, est arrivé à des conclusions toutes sembla-

---

(1) Hæckel, *Die Familie der Rüsselquallen* (Medusæ Geryonidæ), *Jenaïsche Zeitschrift*, I Bd, 1864, p. 449.

(2) Keferstein und Ehlers. *Zoologische Beiträge* : *Der äusseren Haut allein kommt die Eigenschaft zu in ihren Zellen Nesselkapseln zu bilden, und sie hat mehr den Charakter einer blossen Decke, obwohl auch die Geschlechtsprodücte in ihr bereitet werden*, p. 2.

(3) *Neue Beobachtungen über die Structur und Entwickelung der Siphonophoren. Zeitschrift für wiss. Zool.* Bd. XII. Il avait déjà émis la même opinion dans son premier mémoire sur l'organisation des Siphonophores : *Ueber Physalopteru hydrostatica. Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd. X.

bles en étudiant d'autres Siphonophores, principalement l'*Hippopodius luteus* (1).

Kleinenberg (2) décrit avec beaucoup de détails la formation du testicule et de l'ovaire de l'Hydre, aux dépens de son tissu interstitiel qui n'est que la partie profonde de l'ectoderme. La formation de l'organe débute par un accroissement et une prolifération des cellules de ce tissu: l'une de ces cellules s'accroît exceptionnellement pendant que les autres restent stationnaires; son noyau se développe et devient la vésicule germinative; son corps se charge d'éléments nutritifs de façon à constituer le vitellus de la cellule-œuf.

Chez le *Cordylophora lacustris*, F.-E. Schulze fait apparaître les œufs dans des épaississements de l'ectoderme. En ce qui concerne les œufs, il est très-explicite: il dit même que dès le début de leur apparition les œufs se trouvent en dehors de la membrane anhyste qui sépare l'ectoderme de l'endoderme.

Il règne dans les sciences naturelles, et il en est ainsi dans toutes les branches des connaissances humaines, des idées que tout le monde partage, qui sont regardées comme des vérités inébranlables; on les accepte comme de véritables dogmes sans que l'on sache sur quoi ils reposent ni pourquoi on les admet. Cette croyance dans de prétendus axiomes scientifiques a été cause de bien des erreurs; elle a arrêté bien souvent dans leur marche progressive les sciences d'observation. Au nombre de ces dogmes scientifiques acceptés comme articles de foi par tous les embryo-

---

(1) *Jagttagelser over nogle Siphonophorer*. Kjobenhavn, 1871.

(2) Kleinenberg, *Hydra. Eine Anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung*. 1872.

génistes et tous les physiologistes se trouve la notion de la communauté d'origine de l'ovaire et du testicule. J'étais imbu du même préjugé quand j'ai commencé mes recherches, et il a fallu une circonstance particulièrement heureuse pour faire naître le doute dans mon esprit et me permettre de faire un pas vers la connaissance de la vérité. Quand je me suis rendu à Ostende pour tâcher de me faire une conviction personnelle sur la question de l'origine des produits sexuels chez les Zoophytes, j'étais loin d'imaginer qu'elle pût être différente dans les deux sexes. Je fis d'abord toutes mes observations sur des colonies femelles, car les œufs sont plus faciles à distinguer au milieu de n'importe quel tissu que des cellules spermatiques.

Quand j'eus reconnu de la manière la plus positive chez les *Hydractinies*, chez les *Clava* et chez les Méduses des *Campanulaires* que les œufs prennent naissance dans l'endoderme, et qu'ils ne sont en dernière analyse que des cellules endodermiques modifiées, je crus le problème résolu, et j'eus la conviction que les produits sexuels dérivent de l'endoderme. Je me mis alors, à étudier des sporosacs mâles. Je crus reconnaître que le testicule se forme aux dépens de l'ectoderme. Je ne quittai pas mon microscope avant d'avoir obtenu une certitude complète. Plusieurs fois j'ai refait toutes mes préparations dans les deux genres que j'avais sous la main. Il fallut bien se rendre à l'évidence. Alors je compris la portée de ma découverte. Revenu à Liége, j'ai vérifié encore toutes mes observations sur des Hydractinies que j'avais ramenées vivantes.

Si j'ai rappelé assez longuement l'histoire de mes recherches, c'est pour montrer que ce n'est pas sous l'influence d'une idée préconçue que j'en suis venu à établir la distinction originelle des deux glandes sexuelles : j'étais telle-

ment pénétré de la croyance à la communauté d'origine de l'ovaire et du testicule, que j'étais au début plus tenté de douter de mes sens que de la vérité du dogme scientifique; tant il est difficile de se débarrasser de certaines idées préconçues et tant leur influence est funeste! Et quant aux divergences d'opinions entre les auteurs, je me les explique jusqu'à un certain point par cette considération que la plupart des naturalistes ont fait probablement des recherches sur l'un des sexes et qu'ils ont étendu à l'autre les conclusions de leur étude.

Deux genres d'Hydroïdes communs sur nos côtes ont fait les principaux frais de mon travail : l'*Hydractinia echinata* de P. J. Van Beneden (1) et l'*Hydra squamata* de O. F. Müller (2), la *Coryna squamata* de Lamarck (3), le type du genre *Clava* de Gmelin (4), reconnu par Johnston (5) et Strethill Wright (6); Hincks (7) a restitué à cet animal son premier nom spécifique : il a désigné ce joli polype sous le nom de *Clava squamata* qui lui a été conservé dans la monographie des Tubularides de Allman (8).

---

(1) P. J. Van Beneden, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, t. VIII, 1841.

2° *Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires,* Mémoires de l'Académie royale de Belgique, t. XVIII, p. 104, pl. IX.

3° *Recherches sur la faune littorale de Belgique* (Polypes). Mémoires de l'Académie royale de Belgique, t. XXXVI, p. 131.

(2) Otho Fred. Müller, *Zool. Dan. Icon.* Tab. IV.

(3) Lamarck. *Histoire des animaux sans vertèbres.*

(4) Gmelin a créé le genre Clava dans la treizième édition du *Systema Naturæ*, 1788.

(5) Johnston, *British Zooph.*, 1847, p. 30.

(6) Strethill Wright. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edimb.*, vol. I, p. 228, pl. X, fig. 2 et 3.

(7) Hincks, *Brit. Hydr. Zooph.*, p. 4, pl. I, fig. 92.

(8) Allman. *A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids*, part. II.

III. — Recherches sur l'Hydractinia echinata.

Les Hydractinies vivent en nombreuses colonies à la surface de différentes espèces de coquilles de Gastéropodes (*Buccinum*, *Natica*, et d'autres) abandonnées par leurs habitants naturels et occupées par des Pagures. Les pêcheurs de crevettes en prennent régulièrement dans leurs filets; et durant tout le temps que j'ai passé à Ostende j'ai pu m'en procurer journellement. On peut les tenir vivants dans de petits aquariums pendant quelques jours si l'on prend la précaution de renouveler l'eau de temps en temps.

Les colonies de cette espèce présentent, plus que tous les autres Hydroïdes, le phénomène du polymorphisme. Elles se composent toujours de trois sortes d'individus ou plutôt de trois formes de zooïdes.

1° Les Polypides ou Hydranthes, zooïdes mangeurs qui portent une couronne de tentacules disposés en une ou en deux rangées.

2° Les zooïdes qui donnent naissance aux sporosacs. Ces individus chargés des soins de la reproduction sont appelés gonosomes par Allman. Ils sont plus grêles et plus courts que les Hydranthes; ils sont dépourvus de tentacules; quand il sont complétement développés, ils portent un grand nombre de sporosacs (1) à différents états de développement.

3° Strethill Wright a décrit une troisième sorte de zooïdes : certains individus dépourvus à la fois de tenta-

---

(1) J'emploierai indifféremment les noms de sporosacs et de gonophores.

cules et de bouche ne donnent jamais naissance à des sporosacs. Ils ont un corps allongé de forme cylindroïde. J'ai constaté que leur système musculaire est extrêmement développé, principalement près de leur base d'insertion; c'est grâce à cette particularité qu'ils s'enroulent dès qu'on les touche. Je ne les ai jamais vus former une spirale à plusieurs tours comme Wright et Allman en ont figuré : tout au plus décrivent-ils, quand ils sont enroulés, un cercle complet ou plutôt un tour de spire. Ils se rencontrent exclusivement près des bords de la colonie.

Je n'ai pas observé la quatrième forme de zooïdes décrite par Strethill Wright et Hincks. Des filaments allongés semblables à de longs tentacules et dépourvus de la faculté de s'enrouler en spirale ont été considérés par ces naturalistes comme représentant une quatrième catégorie de zooïdes. Allman a reconnu que leur présence n'est pas constante. Quant aux sporosacs développés directement sur le cœnosarc, je ne les ai jamais observés, et en cela je n'ai pas été plus heureux que Allman. Je crois comme lui que Wright a commis une erreur en regardant comme des sporosacs nés directement sur le cœnosarc des zooïdes à blastostyle très-court.

Je ne m'occuperai ici que des zooïdes de la seconde catégorie : des gonosomes ou zooïdes reproducteurs.

Les Hydractinies sont dioïques : tous les zooïdes reproducteurs d'une même colonie sont toujours du même sexe.

On trouve dans une même colonie des zooïdes de tout âge et de toutes dimensions. Il en est qui ne portent encore aucune trace de gonophores à côté d'autres qui en sont fortement chargés; de plus, chaque gonosome porte des sporosacs à des états de développement extrêmement

différents. Ces deux circonstances sont éminemment avantageuses pour l'étude de la question de l'origine des produits sexuels. Quand on a sous les yeux une colonie mâle, on est sûr en prenant n'importe quel zooïde reproducteur d'avoir choisi un individu mâle et il n'est pas nécessaire de recourir à l'examen des organes et des produits sexuels pour déterminer le sexe. On peut donc affirmer que tel gonosome chez lequel les sporosacs n'ont pas encore commencé à se former, produira des sporosacs mâles ou femelles; il est possible de déterminer avec certitude le sexe de l'organe reproducteur dès le moment de son apparition et bien avant qu'on puisse le distinguer par la nature de ses produits.

Les colonies femelles se reconnaissent avec la plus grande facilité. Le vitellus des œufs est d'un beau rouge et comme les œufs se laissent apercevoir à travers les parois minces et transparentes des sporosacs, ceux-ci apparaissent avec cette même couleur vive qui caractérise à première vue les colonies femelles. Les testicules, au contraire, sont d'un blanc laiteux et l'ensemble de la colonie présente à peine une faible teinte rosée qui dépend de la présence d'une matière pigmentaire rose dans la cavité digestive et dans les cellules de l'endoderme. La teinte générale de ces colonies mâles est plus ou moins marquée; elle varie entre le blanc presque pur et le rose plus ou moins foncé, pouvant même passer au brun dans quelques colonies. Je ne sais pas à quoi il faut attribuer ces différences de teinte.

Caractères communs aux zooïdes reproducteurs mâles et femelles.

Les zooïdes reproducteurs se distinguent immédiatement des Hydranthes par l'absence complète de tenta-

cules. Ce caractère avait été reconnu par mon père, quand il fit dans son mémoire sur les Tubularides de la côte d'Ostende la description de son genre Hydractinie (1). De Quatrefages, qui décrivit quelque temps après, sous le nom de *Synhydra*, le même animal, avait aussi signalé cette différence entre les individus reproducteurs et les individus mangeurs (2).

Cependant il existe autour de l'extrémité supérieure (pôle oral) du zooïde des tubercules globulaires qui ont l'air de tentacules atrophiés. Ils donnent à cette extrémité du corps une certaine ressemblance avec un chou-fleur (de Quatrefages). Ces tubercules sont exclusivement formés par l'ectoderme et jamais l'endoderme ne leur envoie aucune espèce de prolongement, ce qui les distingue des tentacules proprement dits. Ces tubercules sont disposés en deux séries alternantes et leur nombre varie avec l'âge du zooïde. Ils ont les mêmes rapports de position avec la bouche que les tentacules chez les Hydranthes. Ces tubercules sont toujours fortement chargés d'organes urticants, comme les vrais tentacules des Hydroïdes. On pourrait les appeler des pseudotentacules.

Je crois en effet que ces tubercules ne sont que des tentacules dégénérés (généalogiquement parlant) et je pense que les zooïdes reproducteurs ne sont dans le même sens que des Hydranthes modifiés à raison du rôle physiologique particulier qu'ils ont à remplir dans l'économie de la colonie. Dans le cours de l'évolution ontogénique de ces

---

(1) P.-J. Van Beneden, *Recherches sur l'embryogénie des Tubulaires*, Mém. de l'Acad. roy. de Belg., t. XVII.

(2) De Quatrefages, *Mémoire sur la Synhydre parasite*, Ann. sc. nat., 2e sér., t. XX, p. 232.

zooïdes, les tentacules proprement dits n'apparaissent plus. Les pseudotentacules se montrent dès le début, avec leur caractère de simples dépendances de l'ectoderme.

Le corps des zooïdes reproducteurs a une forme cylindroïde. On peut y distinguer quatre régions (pl. I, fig. 2, 3 et 4) :

1° Une portion basilaire toujours plus large et présentant dans toute sa hauteur le même diamètre, je l'appellerai la *région gastrique*; 2° une portion moyenne aux dépens de laquelle se développent les sporosacs, je la désignerai sous le nom de *région germinative*; 3° une portion terminale plus grêle que la région basilaire dans laquelle la cavité digestive est très-étroite, je l'appellerai *région cambiale;* 4° un renflement terminal dans lequel le canal digestif se dilate en une cavité ovoïde. C'est cette partie terminale renflée qui porte les pseudotentacules et l'orifice buccal.

La présence de cet orifice a été niée par de Quatrefages; Allman doute aussi de sa présence (1). Cependant Strethill Wright avait déjà remarqué que la moindre pression exercée sur les parois du corps du zooïde détermine l'évacuation par un orifice terminal des matières alimentaires (2). Agassiz a trouvé une bouche bien développée chez l'espèce américaine du genre Hydractinie (3). J'ai pu m'assurer de l'existence constante d'un orifice à l'extrémité du renflement

---

(1) *Monography of the Tubularian Hydroïds,* part. II, p. 222. « I have not satisfied myself as to the complete absence of a mouth in the blastostyle. »

(2) Strethill Wright, *Proc. roy. phys. Soc. Edimb.*, 1862.

(3) L. Agassiz, *Contrib. nat. Hist.*, U. S., vol. III, pl. XVI et vol. IV, p. 227.

terminal des zooïdes reproducteurs mâles et femelles. Cet orifice est petit et sert probablement d'anus plutôt que de bouche, quoique primitivement il ait rempli l'une et l'autre fonction. Il a cessé de jouer le rôle d'orifice buccal, à la suite de l'atrophie des tentacules et il est devenu très-étroit, depuis qu'il ne sert plus qu'à expulser des résidus peu volumineux.

Le corps tout entier des zooïdes reproducteurs est formé, comme chez tous les Hydroïdes, d'un ectoderme et d'un endoderme; ces deux couches cellulaires sont en continuité l'une avec l'autre au niveau de l'orifice buccal. L'endoderme et l'ectoderme sont formés dans toutes les régions du corps d'une seule couche de cellules; mais ces cellules, surtout celles de l'endoderme, ont des caractères fort différents dans ces diverses régions. Je n'ai à m'occuper dans ce travail que de la région germinative; je décrirai plus loin les caractères qu'affectent dans les deux sexes ces deux couches cellulaires.

Entre les deux couches existe une membrane sans structure dont l'épaisseur varie d'un point à un autre (Stützlamelle de Leydig et de Reichert). La face externe de cette membrane n'est jamais lisse; au contraire, elle est toujours striée longitudinalement. Elle est tapissée dans toute la longueur du corps par une couche de fibres musculaires. J'ai pu démontrer chez les Hydractinies la continuité des cellules de l'ectoderme avec ces éléments musculaires et confirmer pour ce genre les belles observations de Kölliker et surtout de Kleinenberg sur l'Hydre d'eau douce.

Les procédés qui m'ont le mieux réussi pour isoler ces éléments ont été : 1° la macération pendant 24 heures de

colonies traitées au préalable par une solution de $\frac{1}{1000}$ d'acide osmique et 2° le traitement prolongé par une solution de $\frac{1}{400}$ de chlorure de platine mêlé avec $\frac{1}{400}$ d'acide chromique; cette méthode m'a donné d'excellents résultats. Après un séjour de deux à trois jours dans cette solution, les Hydractinies laissent isoler facilement les éléments constitutifs de l'ectoderme.

Je décrirai tout au long dans un travail spécial sur l'organisation et le développement des Hydractinies mes recherches sur la structure et la formation de l'ectoderme. Je veux seulement en dire un mot ici.

La couche musculaire est surtout épaisse dans la région basilaire du corps; mais elle s'étend partout entre l'endoderme et l'ectoderme à la face externe d'une lamelle sans structure. Elle est composée de véritables fibres-cellules. Chaque fibre consiste en un cordon de substance réfringente (substance musculaire) entouré d'une mince couche de matière protoplasmique dans laquelle on observe un noyau ovalaire.

La substance musculaire diffère notablement par son apparence, principalement par son homogénéité et sa réfringence des cellules de l'ectoderme. Par ces caractères, ces éléments sont assez semblables aux fibrilles musculaires des *Cordylophora,* décrites par F.-E. Schulze; mais elles ont les bords lisses chez les Hydractinies. Les fibres musculaires des Hydractinies diffèrent beaucoup des prolongements musculaires de l'Hydre décrits par Kölliker et Kleinenberg.

Aux deux extrémités de la fibre, la substance musculaire s'amincit et se termine en pointe, tandis que la couche protoplasmique, au contraire, devient plus épaisse. Dans un grand nombre de préparations, j'ai vu la conti-

nuité de ces fibres-cellules avec une cellule de l'ectoderme. Cette continuité s'établit par l'intermédiaire d'un cordon de protoplasme dans lequel on ne peut plus distinguer aucune trace de substance musculaire.

A côté de ces fibres, on en voit, dans toutes les préparations, une foule d'autres qui se terminent à une de leurs extrémités par un cordon protoplasmique ; mais la continuité avec les cellules ectodermiques a été rompue par la dilacération. Les cellules ectodermiques représentent physiologiquement des cellules nerveuses faisant en même temps fonction de cellules de sens et de cellules centrales. Les cordons protoplasmiques qui les relient aux fibres musculaires sont de véritables nerfs moteurs. L'ectoderme fait fonction de système nerveux ; à ses dépens se forme le feuillet musculaire avec lequel il reste en continuité. Mes observations confirment en tous points les belles recherches de Kleinenberg sur l'Hydre d'eau douce, et je ne puis que me rallier aux considérations qu'il a énoncées avec tant de talent dans son remarquable mémoire. Je ne puis admettre cependant l'absence d'un épithelium cutané ; les faits embryogéniques sur lesquels Kleinenberg s'appuie pour dénier aux Hydroïdes un système épidermique ne me paraissent pas concluants. A mon avis, l'ectoderme représente à la fois tant au point de vue anatomique qu'au point de vue physiologique, l'épiderme et le système nerveux confondus. Le seul point important par lequel mes observations sur les Hydractinies diffèrent des siennes, concernent la composition histologique des éléments musculaires. Chez l'Hydre il n'existe que des fibrilles musculaires qui sont de simples prolongements des cellules ectodermiques, de sorte que l'ectoderme est formé de véritables cellules *neuromusculaires* (Kleinenberg). Chez les Hydractinies la complica-

tion histologique est plus grande. La cellule neuromusculaire s'est divisée en cellule neuroépithéliale, en fibre nerveuse et en fibre musculaire (cellule musculaire). Allman a trouvé des fibres musculaires longitudinales entre l'endoderme et l'ectoderme des tentacules de la *Tubularia indivisa*. Il a reconnu que ces fibres sont pourvues d'un noyau ovalaire à nucléole fort brillant. (Allman, *Monographie*, part. II, p. 206.)

J'ai pu constater aussi la continuité entre les cellules de l'ectoderme des bras des Méduses chez les Campanulaires et les fibrilles d'une extrême ténuité qui sont immédiatement sousjacentes à l'ectoderme. Je crois, sans cependant en être bien certain, qu'il n'existe pas chez ces petites Méduses de véritables cellules musculaires, mais seulement des fibrilles. Autour des sporosacs chez les Hydractinies, j'ai trouvé les éléments musculaires beaucoup plus grêles qu'autour de la région basilaire du corps et je n'ai pas pu me convaincre de l'existence de noyaux cellulaires dans les éléments musculaires de cette région. F.-E. Schulze n'a pas trouvé de fibrilles musculaires autour des gonophores des Cordylophora.

J'en viens maintenant à la description de la région germinative du corps des gonosomes. Cette étude est inséparable de la description des sporosacs et de leur développement. Mais il sera nécessaire de faire successivement cette étude chez les gonosomes qui portent des sporosacs femelles et chez ceux qui donnent naissance à des produits mâles. Pour simplifier le langage, je les appellerai simplement gonosomes femelles et gonosomes mâles.

Méthodes de préparation.

Avant de faire l'étude des caractères de l'ectoderme et de l'endoderme dans la région germinative, il est nécessaire d'exposer les méthodes que j'ai employées.

Les différentes couches cellulaires de ces organismes sont si transparentes et si nettement délimitées, que, dans la plupart des cas, il suffit d'examiner le gonosome vivant dans l'eau de mer. On enlève au moyen d'un scalpel une partie du cœnosarc et on la porte sous le microscope simple. Au moyen d'aiguilles ou d'un scalpel, on détache de sa base d'insection l'individu que l'on veut examiner. Si l'on a réussi à l'isoler sans le blesser, et si l'on prend la précaution de le recouvrir d'un couvre-objet sans trop le comprimer, le jeune gonosome s'allonge bientôt et s'épanouit absolument comme s'il se trouvait encore fixé sur son polypier; il se laisse alors examiner même avec les plus forts grossissements. On peut même, en procédant lentement et progressivement, exercer sur lui une certaine pression, sans qu'il se contracte. Si l'on veut étudier la région germinative et le développement des sporosacs chez un gonosome adulte, il est indispensable d'enlever successivement avant de le porter sous le microscope tous les sporosacs que l'on peut apercevoir à la loupe, en commençant par les plus développés et en procédant d'arrière en avant. Les sporosacs se détachent très-facilement, dès que l'on comprime leur pédicule d'insection au moyen d'une aiguille. Quand le gonosome se trouve ainsi réduit à son blastostyle et à quelques sporosacs en voie de développement et à peine perceptibles à la loupe, on peut l'examiner sous le microscope et cette mutilation ne l'empêche pas de s'épanouir absolument

comme s'il n'avait pas souffert le moins du monde de l'opération qu'on lui a fait subir.

Je me suis servi avec grand avantage, principalement pour l'étude des détails histologiques, de différents réactifs, et j'ai eu recours à différentes méthodes pour durcir, colorer, couper et dilacérer. De tous les réactifs que j'ai employés, celui qui m'a donné les meilleurs résultats, c'est l'acide osmique en solution faible. Je l'ai employé de la manière suivante: quand j'avais étudié un individu vivant après l'avoir préparé comme je l'ai dit ci-dessus, je faisais agir sur lui sous le microscope une goutte d'acide osmique (en solution de $\frac{1}{100}$ à $\frac{1}{600}$) que je laissais filtrer peu à peu sous le couvre-objet. Je pouvais observer ainsi l'action progressive du réactif sur les tissus qui, sous son influence, ne perdent rien de leur transparence primitive, mais qui se colorent légèrement et dont certains éléments deviennent d'une netteté admirable. C'est le cas plus particulièrement pour les cellules de l'ectoderme et de la couche musculaire. Ce réactif agit moins avantageusement sur les cellules de l'endoderme et sur les œufs. Ceux-ci noircissent trop rapidement à raison de la quantité de substances grasses qu'ils renferment. Quand le réactif a suffisamment agi, on lave après avoir enlevé l'acide par aspiration.

La macération pendant 24 heures, après traitement par une solution d'acide osmique de $\frac{1}{1000}$, m'a permis d'isoler les cellules de l'ectoderme et de démontrer leur continuité avec les fibres musculaires. Je me suis servi avec grand avantage dans le même but d'une solution de $\frac{1}{400}$ de chlorure de platine mêlé à $\frac{1}{400}$ d'acide chromique. Pour l'étude de l'endoderme je me suis trouvé très-bien d'une solution extrêmement diluée d'acide acétique. Quant aux cellules de l'ectoderme, elles gonflent et deviennent tout à fait

transparentes sous l'influence d'une solution même très-faible de cet acide. J'ai bien réussi à isoler les cellules de l'endoderme après une macération de deux à trois jours dans le liquide de Müller ou dans l'acide chromique à $\frac{1}{1000}$. Les méthodes ordinaires de coloration par le carmin et le picrocarminate ne sont pas recommandables : l'ectoderme ne se colore presque pas et il s'altère rapidement au contact d'une solution alcaline. Les cellules de l'endoderme, au contraire, se chargent tellement de carmin qu'en quelques instants elles deviennent tout à fait opaques. Par contre j'ai obtenu d'assez bonnes préparations par le rouge d'anhiline en solution très-faible et par l'hœmatoxiline.

Gonosomes femelles.

Comme je l'ai fait observer plus haut, on trouve dans une même colonie des gonosomes à tous les degrés de développement : il en est qui portent un grand nombre de sporosacs : les uns, insérés à la face externe de la région germinative, sont les plus jeunes; les autres, au contraire, sont fixés par un pédicule grêle à la partie supérieure de la région gastrique. D'autres gonosomes beaucoup plus petits portent à peine un ou deux sporosacs (pl. I, fig. 3 et 4) fort peu avancés dans leur développement; on en trouve, enfin, chez lesquels il n'existe encore aucune trace de sporosacs. C'est un semblable individu que j'ai figuré pl. I, fig. 2, et que je vais décrire en premier lieu.

Les caractères de l'ectoderme sont sensiblement les mêmes dans toutes les régions du corps. La description que je vais en donner ne s'applique donc pas exclusivement à la région germinative.

Ectoderme. — On sait que Ecker avait nié l'existence

d'éléments cellulaires différenciés dans l'ectoderme aussi bien que dans l'endoderme des Hydres. M. Reichert a soutenu qu'il n'existe ni chez l'Hydre, ni chez les Tubulaires, ni chez les Campanulaires, aucune trace de cellules ni de noyaux de cellules dans l'ectoderme. On peut considérer comme définitivement établi, après les recherches de Allman, de Leydig, d'Agassiz, de Huxley, de Claus, de F. E. Schulze et de Kleinenberg que l'ectoderme de tous les Cœlentérés est formé de cellules à noyaux. Il est à peine concevable que M. Reichert, qui doit posséder le maniement du microscope, et doit connaître les méthodes employées aujourd'hui en histologie, ait pu émettre une semblable opinion. Il n'est pas un des naturalistes que je viens de nommer qui ne soit tout aussi capable que M. Reichert de distinguer un organe urticant d'un noyau de cellule.

En n'importe quel point du corps de l'Hydractinie, on distingue nettement que l'ectoderme est formé de cellules dont les noyaux se reconnaissent chez le gonosome vivant, sans l'addition d'aucun réactif. Les circonscriptions cellulaires sont plus ou moins distinctes : quand le zooïde est à moitié contracté, le bord externe de l'ectoderme est ondulé; tout le feuillet externe est alors couvert de petites bosselures déterminées par les cellules de l'ectoderme qui, dans cet état de demi-contraction du gonosome deviennent convexes. Quant, au contraire, le gonosome est étalé, ces bosselures disparaissent plus ou moins complétement : les cellules extodermiques deviennent planes et ressemblent alors à des cellules endothéliales.

Sous l'influence de l'acide osmique, les contours cellulaires apparaissent avec une netteté admirable; on voit alors tout l'ectoderme formé de cellules polygonales convexes à leur face externe, et séparées les unes de autres

par des sillons plus ou moins profonds (pl. I, fig. 5 et 6). Après la macération dans l'acide osmique, dans le liquide de Müller ou dans le mélange de chlorure de platine et d'acide chromique, ces cellules peuvent être facilement isolées. Leurs noyaux se colorent si l'on traite par une solution faible d'anhiline ou d'hæmatoxiline.

L'épaisseur de ces cellules et de la couche ectodermique varie beaucoup. J'ai trouvé, sous ce rapport, d'un individu à un autre, des différences extrêmement notables, et en une même région du corps, d'après l'épaisseur de la couche, ces cellules présentent des caractères assez différents. Le noyau est toujours de forme sphérique à contours assez pâles quoique toujours très-nets; il est toujours pourvu d'un nucréole réfringent. Quand l'ectoderme est mince, les cellules ne présentent extérieurement qu'une très-faible convexité (pl. I. fig. 5); leur contenu est partout granuleux, comme s'il était exclusivement formé par de la matière protoplasmique. Au contraire, quand l'ectoderme est épais, la surface externe des cellules est très-convexe: elles renferment alors une ou plusieurs vacuoles remplies d'un liquide homogène et parfaitement transparent (pl. I, fig. 6). Alors le noyau est refoulé à la périphérie avec la matière protoplasmique dans laquelle il se trouve toujours logé.

Dans l'ectoderme de la région germinative aussi bien qu'à la surface des sporosacs, il n'existe qu'un fort petit nombre de corps urticants. On en trouve un çà-et là, habituellement logé dans une cellule d'une forme particulière et située un peu plus profondément que les cellules ordinaires de l'ectoderme. Ces cellules renferment en outre un noyau fort petit toujours situé près de la lamelle basilaire à côté du corps urticant. Je n'ai pas constamment rencontré ce noyau. Quelquefois cependant ces cellules attei-

gnent la surface de l'ectoderme, et alors elles présentent habituellement un petit prolongement filiforme. Allman, Ehrenberg, Leydig, Hæckel, Schulze et Kleinenberg ont attiré l'attention sur ces petites soies (*Spitzen Härchen*). Allman les considère comme des organes de toucher, ce qui me paraît fort peu probable; il les appelle *palpocils*. Cependant je les ai plus fréquemment rencontrés sur les tentacules et les pseudo-tentacules que sur le reste de la surface du corps. Je crois avoir trouvé aussi quelquefois des organes urticants logés dans des cellules ordinaires de l'ectoderme. Probablement ils y arrivent secondairement.

Dans la région germinative du corps aussi bien qu'à la surface des sporosacs, l'ectoderme est toujours formé d'une seule couche de cellules. Les quelques rares cellules qui donnent naissance aux corps urticants, et qui occupent la partie profonde de l'ectoderme, ne constituent jamais une couche continue de façon à former un tissu comparable au tissu intersticiel de l'Hydre (Kleinenberg) ou même à la couche profonde de l'ectoderme du *Cordylophora* (F. E. Schulze). Le tissu intersticiel n'est représenté chez les Hydractinies que par quelques cellules disséminées çà et là dans lesquelles se forment les corps urticants. Je ne décrirai ici ni les caractères ni le mode de formation de ces derniers organes, d'abord parce que leur étude est difficile à cause de leur petitesse et que je n'ai pas pu les étudier suffisamment; en second lieu parce qu'ils ne présentent aucune importance eu égard à la question que j'ai principalement en vue de traiter dans ce mémoire.

Couche musculaire. — Quand on examine la coupe optique d'un gonosome vivant, on distingue nettement

entre l'ectoderme et l'endoderme une couche tout à fait transparente qui paraît fort réfringente et limitée par un contour plus foncé et moins régulier du côté de l'ectoderme que du côté de l'endoderme (pl. I, fig. 2, 3, 4, 5 *a*, 6 *a*, 8). Cette couche est notablement plus épaisse dans la région basilaire du corps que dans la partie germinative. Elle est formée à la fois par une lamelle sans structure (*Stützlamelle*) et par des fibrilles musculaires accolées à sa face externe. Kleinenberg donne à cette lamelle de l'Hydre le nom de lamelle musculaire. Il trouve les prolongements musculaires des cellules de l'ectoderme engagés dans une substance homogène et transparente qu'il appelle *Bindemittel.* Reichert avait observé cette même membrane chez l'Hydre; mais il la décrit comme une membrane sans structure, et il affirme que les prétendues fibres musculaires de l'Hydre ne sont qu'une illusion produite par un plissement que subit cette membrane pendant la contraction de l'animal! F. E. Schulze décrit chez le *Cordylophora* une lamelle hyaline (*Stützlamelle*) et des éléments musculaires appliqués à sa face externe. Chez les Hydractinies il n'est pas difficile de séparer complétement les éléments musculaires de la lamelle sans structure. Si l'on examine le gonosome de face, dans la région germinative, on aperçoit une striation longitudinale déterminée par des éléments situés sous les cellules ectodermiques, et qui ne sont autre chose que les éléments musculaires. Ils sont disposés parallèlement les uns aux autres sans cependant se toucher mutuellement, au moins dans la partie antérieure du corps : la couche musculaire n'est continue ni dans la région germinative, ni dans la région cambiale, ni surtout à la surface des sporosacs. J'ai décrit plus haut les caractères des fibres musculaires dans la région basilaire du corps, et

j'ai indiqué en même temps les méthodes que j'ai employées pour isoler ces éléments. Dans la région germinative les fibres musculaires sont plus grêles, et je n'ai pas réussi à démontrer leur continuité avec les cellules de l'ectoderme. Cependant je ne doute nullement de l'existence de cette continuité. Kleinenberg dit qu'il a pu assez facilement isoler chez l'Hydre les cellules de l'ectoderme qui recouvrent la surface des tubercules sexuels et montrer leur continuité avec les fibrilles musculaires. Il m'a été impossible d'obtenir ce résultat chez mes Hydractinies. Ce n'est que pour les fibres musculaires de la région gastrique et principalement chez les individus spiraloïdes que j'ai pu démontrer cette continuité en isolant les fibres musculaires. Après la macération dans le chlorure de platine on parvient à isoler les fibrilles musculaires et les cellules de l'ectoderme des sporosacs; mais je n'ai pas réussi à les trouver en continuité. Les fibres musculaires de la surface des sporosacs sont encore plus grêles et plus pâles que celles de la région germinative. Elles sont faciles à observer sur de jeunes sporosacs. Elles sont étirées en pointe au moins à une de leurs extrémités. Je n'ai pas trouvé, accolés aux fibres musculaires des sporosacs, des noyaux que je pusse considérer comme appartenant aux éléments musculaires. Mais la substance réfringente de la fibrille musculaire se montre entourée d'un peu de matière granuleuse (protoplasme). Ces fibrilles ne présentent aucune trace de striation transversale.

Lamelle basilaire. — Sous la couche musculaire se trouve une membrane sans structure tout à fait transparente et incolore. Elle a une épaisseur assez notable et peut être très-facilement isolée, après macération, même

sur une assez grande étendue (pl. II, fig. 5). Quand on a enlevé complétement les cellules de l'ectoderme et les fibrilles musculaires, on distingue encore à la face externe de cette membrane hyaline une striation longitudinale souvent très-marquée; cette face n'est pas lisse, ce qui se voit bien quand, après l'avoir isolée, on la replie sur elle-même; le bord du pli montre alors des irrégularités. Je pense que la striation longitudinale de la membrane isolée et les irrégalités de sa surface dépendent de ce que la matière protoplastique qui entoure plus ou moins complétement les fibres musculaires reste en partie accolée à la surface externe de la membrane. L'existence de cette lamelle sans structure a été signalée depuis longtemps chez l'Hydre par Leydig, plus récemment par Reichert, par F.-E. Schulze et par Kleinenberg. Reichert l'a trouvée aussi chez les Campanulaires; F.-E. Schulze chez les Cordylophora. Il est probable qu'elle ne manque chez aucun Hydroïde.

Endoderme. — Comme le montre la figure 2 (pl. I), la cavité digestive est assez large dans la portion basilaire du gonosome; elle présente à peu près dans toute la hauteur de cette partie du corps le même diamètre. Dans la région germinative la cavité digestive consiste en un entonnoir renversé dont le sommet correspond à peu près à la limite supérieure de cette région (pl. I, fig. 1, 2, 3 et 4) et marque le commencement de la partie cambiale du gonosome.

L'endoderme présente à peu près partout la même épaisseur; mais les caractères des cellules qui le constituent varient beaucoup d'une région à l'autre.

Dans la région cambiale du corps les cellules ont une forme prismatique, mais leur largeur est extrêmement faible

comparativement à leur hauteur (pl. I, fig. 9). Elles sont fortement serrées les unes contre les autres. Leurs limites sont difficiles à apercevoir; leur noyau clair est très-petit et plus ou moins rapproché de la base d'insertion de la cellule sur la lamelle hyaline. Ces cellules sont formées d'un corps protoplasmatique finement, mais uniformément granuleux. On n'y trouve jamais aucune trace ni de vacuole, ni de liquide hyalin, ni de globules réfringents, ni de matière pigmentaire d'aucune sorte. Mais chaque cellule porte à son extrémité un cil vibratile presque toujours unique. J'ai vu cependant quelques cellules isolées qui en portaient deux. Ces cils sont fort longs: ils ressemblent beaucoup au filament flagelliforme des Flagellates.

Les cellules de la portion basilaire ou gastrique sont également de forme prismatique; elles ont à peu près la même hauteur que celles de la région cambiale, mais elles sont notablement plus larges (fig. 7). Elles renferment un noyau plus volumineux, sphérique, à contours très-pâles et toujours pourvu d'un nucléole. Ces cellules sont beaucoup plus claires; elles renferment soit une grande vacuole remplie de liquide hyalin, soit plusieurs vacuoles anastomosées. Le noyau est alors refoulé à la périphérie: il se trouve dans la paroi protoplasmique de la cellule; ou bien il est situé plus ou moins dans l'axe de la cellule et de sa surface partent des filaments protoplasmiques. Dans la partie de la cellule qui circonscrit immédiatement la cavité digestive le protoplasme est toujours fortement chargé de globules réfringents, peut être formés d'une matière grasse, et de grumeaux plus ou moins volumineux d'une matière pigmentaire granuleuse. Chacune de ces cellules est pourvue aussi d'un long cil flagelliforme.

Dans la région germinative, l'endoderme possède à peu

près la même épaisseur que dans la région cambiale. Ce qui frappe tout d'abord quand on examine cette partie du gonosome, c'est l'existence dans l'épaisseur de l'endoderme de très-gros noyaux (fig. 1 *a*, 2, 3, 4 et 8) tout à fait transparents, homogènes, et qui ne renferment aucune granulation, mais seulement un nucléole volumineux formé d'une substance très-réfringente. Dans le nucléole on trouve quelquefois, principalement dans les plus gros, une vacuole remplie d'une substance moins réfringente. Ces noyaux sont renfermés dans des cellules dont le corps fusiforme se termine en pointe du côté de la cavité digestive et repose par une base élargie sur la membrane anhyste (fig. 8). Le corps protoplasmique de ces cellules est fort développé; il se constitue d'un protoplasme très-finement, mais uniformément granuleux. Ces cellules d'une forme si particulière et dont les noyaux sont tellement distincts qu'ils attirent tout d'abord l'attention quand on jette le regard sur un de ces jeunes gonosomes, sont séparées les unes des autres par des cellules prismatiques grêles toutes semblables à celles qui constituent l'endoderme dans la région cambiale du corps. Elles en diffèrent seulement en ce qu'elles renferment souvent deux ou plusieurs noyaux. Ces cellules sont toutes pourvues d'un long cil dirigé vers le pôle oral du gonosome et vibrant avec une grande activité. C'est dans l'entonnoir qui termine supérieurement la cavité gastrique que les mouvements ciliaires sont les plus apparents. Ces cils semblent très-rapprochés parce que les cellules qui les portent sont fort étroites. Les mouvements ciliaires qu'on distingue dans l'entonnoir rappellent tout à fait ceux des membranes ciliées des animaux supérieurs ou tout spécialement ceux que l'on observe dans le tube digestif des Bryozoaires.

Les grands noyaux des cellules de l'endoderme, caractéristiques de la région germinative, atteignent leurs dimensions maxima au milieu de cette région (fig. 2, 3, 4 et 8). Ils diminuent de volume au voisinage de la région cambiale du gonosome, et, à la limite, il n'est pas possible de les distinguer des cellules prismatiques étroites de l'endoderme de cette région. On trouve toutes les transitions entre les petits noyaux des cellules prismatiques grêles et les grands noyaux que j'ai décrits. D'un autre côté, à la limite de la région gastrique du gonosome, les cellules prismatiques étroites et dépourvues de matières pigmentaires et de globules réfringents, passent insensiblement aux grandes cellules qui composent l'endoderme de cette portion du corps.

Tels sont les caractères de la région germinative des jeunes gonosomes avant l'apparition des premiers sporosacs.

Comme je vais le montrer, c'est aux dépens de cette région que se forment les organes reproducteurs : ils ne sont à leur début que de simples diverticules des parois du corps du polype. Si l'on examine un jeune gonosome, comme celui que j'ai figuré (pl. I, fig. 3), on le trouve construit absolument de la même manière que celui que je viens de décrire, avec cette seule différence qu'il porte sur ses parois latérales, dans la région germinative, un tubercule conoïde (*b*) formé à la fois par l'endoderme et par l'ectoderme. Les caractères de ces deux couches cellulaires sont identiques dans le tubercule et dans toute l'étendue de la région germinative. L'ectoderme y est seulement un peu plus mince: les cellules de cette couche sont un peu plus aplaties; mais ces différences sont si insignifiantes que je ne les aurais probablement pas aperçues, si elles ne se marquaient davantage dans les tubercules plus développés

(fig. 1). L'endoderme présente dans le tubercule qui n'est autre chose qu'un sporosac en voie de développement, la même épaisseur que sur tout le reste de la surface du corps. Les cellules à grands noyaux ne sont que de jeunes œufs interposés entre les cellules épithéliales prismatiques de l'endoderme. Ces jeunes œufs se distinguent de ce qu'ils étaient dans la région germinative en ce que le noyau est devenu un peu plus grand; le nucléole laisse voir une tache claire (*Schörnche Korn*) comme si sa substance foncée présentait une vacuole remplie d'un liquide moins réfringent; ces jeunes œufs s'insèrent sur la lamelle basilaire par une base élargie (fig. 11); leur extrémité interne n'atteint plus, au moins chez ceux qui se trouvent dans le voisinage de l'extrémité du diverticule, la limite interne de l'endoderme. Les cellules épithéliales prismatiques adjacentes à la cellule devenue œuf, se touchent à leur sommet de façon à recouvrir celui-ci à son extrémité interne. *L'œuf commence à être expulsé de l'endoderme* et refoulé entre celui-ci et la membrane sans structure qui le sépare de l'ectoderme.

A la coupe optique du tubercule on distingue dans ses parois quatre jeunes œufs (fig. 5). Dans le jeune sporosac pénètre un diverticule du tube digestif qui a une forme conoïde à sommet externe.

Dans le gonosome représenté (pl. I, fig. 4), il existe trois sporosacs inégalement développés. Le plus petit est situé dans un plan supérieur, plus voisin de l'extrémité orale du corps. Le moyen situé de l'autre côté du tronc est inséré un peu plus bas; le troisième notablement plus développé se trouve fixé par un pédicule en un point plus éloigné encore du sommet de l'entonnoir qui termine supérieurement la cavité digestive proprement dite.

Le plus jeune sporosac a la forme d'un simple mamelon; il n'est qu'un diverticule des parois de la région germinative; il répond exactement à la description que je viens de faire du seul tubercule sexuel développé sur les parois du gonosome représenté pl. I, fig. 3.

Le sporosac moyen (fig. 4 et 6) a une tout autre forme. Le tubercule primitif s'est renflé à son extrémité supérieure; il affecte maintenant une forme ellipsoïdale à grand axe plus ou moins perpendiculaire à l'axe du corps du gonosome. Un étranglement encore peu marqué tend à se produire à la base du sporosac et à le séparer du corps du polypule. Les parois du sporosac sont toujours constituées par les deux couches fondamentales : l'ectoderme et l'endoderme. L'ectoderme est un peu plus mince, sauf à l'extrémité du sporosac où il s'élève en un tubercule assez étendu dans lequel il est fort difficile de distinguer les limites des cellules (pl. I, fig. 18).

Les ovules sont encore logés dans l'endoderme; mais ils se sont arrondis, surtout du côté interne. Ils ont grandi : non-seulement leur corps protoplasmique, mais aussi leur vésicule germinative et leur nucléole sont plus volumineux et plus granuleux; ces éléments restent toujours extrêmement distincts, et leurs caractères ne se modifient guère. Les œufs situés dans l'endoderme à la base du sporosac n'ont pas subi ces modifications (pl. I, fig. 20).

Le diverticule de la cavité digestive est devenu une simple fente (pl. I, fig. 4).

Il existe au sommet du jeune sporosac, sous l'ectoderme, un organe à bords nettement marqués, qui apparaît sous la forme d'un croissant, dont la concavité s'applique immédiatement sur l'endoderme, tandis que par un point de sa

surface convexe, il touche à l'ectoderme. La plus grande partie de son bord convexe en est séparée par une mince couche cellulaire. Il faut recourir à l'examen de plus jeunes sporosacs pour connaître le mode de formation de cet organe et pour arriver à en déterminer la signification.

Dans celui que nous avons figuré pl. I, fig. 12, on voit qu'au sommet du jeune sporosac l'ectoderme donne naissance, à sa face interne, à un tubercule formé de quelques cellules d'apparence cylindroïde ou conoïde, dans lesquelles on distingue un ou deux noyaux. Les cellules de l'ectoderme se sont multipliées sur place et le tubercule cellulaire, en se développant vers l'intérieur, a refoulé devant lui l'endoderme, qui s'est déprimé en ce point de façon à se mouler exactement sur le tubercule. Celui-ci présente, à son début, différents aspects que j'ai figurés (pl. I, fig. 12, 13, 16). Dans quelque cas il résulte d'une véritable invagination de l'ectoderme (fig. 13 et 15). Le tubercule plus ou moins conoïde au début (fig. 13) prend en se développant, par suite de la prolifération des cellules qui le constituent, une forme globulaire (fig. 12). Les cellules de l'endoderme, en se moulant sur lui, se glissent véritablement entre le tubercule et l'ectoderme de façon à former à ses côtés des sortes de cornes ou plutôt des lames qui font l'effet de deux cornes, quand on les observe à la section optique. Le tubercule se développe en largeur à son extrémité interne et s'étale sur l'ectoderme en même temps qu'il se pédiculise de plus en plus (fig. 14 et suivantes). C'est alors qu'il prend la forme d'un croissant ou plutôt d'une soucoupe appliquée sur l'endoderme par sa concavité. Un pédicule le relie encore à l'ectoderme. Les cornes de l'endoderme se sont développées progressivement en se glissant en quelque sorte entre le tubercule modifié dans sa forme

et l'ectoderme proprement dit. Je donnerai à ces cornes développées aux dépens de l'ectoderme le nom de *lames médusoïdes*; le bourgeon qui apparaît à la face interne de l'ectoderme et dont je viens de décrire le développement, sera désigné sous le nom d'*organe testiculaire*. Je dirai plus loin pour quel motif j'ai choisi ces noms.

En même temps que le bourgeon testiculaire se développe et qu'il change de forme, ses cellules et surtout les noyaux cellulaires se multiplient rapidement. Le tissu de l'organe testiculaire se caractérise toujours par l'abondance de ces noyaux assez volumineux, si on les compare à ceux des lames médusoïdes. Ils sont d'abord de forme sphérique et assez semblables à ceux de l'ectoderme, sauf qu'ils sont plus petits.

Les lames médusoïdes ou cornes de l'endoderme sont constituées par des cellules formées d'une substance homogène dans laquelle on distingue de tout petits noyaux arrondis. Au début, il est impossible de distinguer la limite inférieure de ces lames du côté de l'endoderme, avec lequel elles se trouvent en continuité de substance (fig. 12, 13, 14 et 18).

Pendant le développement ultérieur des sporosacs, l'organe testiculaire s'étale progressivement en une lame qui recouvre une partie de plus en plus étendue de la surface de l'endoderme. En même temps que l'organe se développe en une lame testiculaire, il devient de plus en plus mince, et ses noyaux cellulaires, d'abord sphériques, deviennent ovalaires, puis successivement ils s'aplatissent de plus en plus. La lame testiculaire, en se développant, détermine l'extension progressive des lames médusoïdes qui se forment aux dépens des cellules de l'endoderme et que l'on trouve partout entre la lame testiculaire et la

membrane hyaline; celle-ci reste accolée à la face interne de l'ectoderme (pl. I, fig. 21).

Dans un sporosac, complétement développé, on trouve, en allant de dehors en dedans : 1° l'ectoderme; 2° la couche de fibres musculaires; 3° la lamelle hyaline sans structure; 4° la lame médusoïde; 5° la lame testiculaire; 6° l'endoderme. Le pédicule qui relie primitivement l'organe testiculaire au feuillet ectodermique s'atrophie très-tôt. Les extrémités des cornes (lames médusoïdes) se touchent alors et une lame cellulaire continue se trouve étalée entre la lame testiculaire et l'ectoderme (fig. 1, et fig. 20).

Allman a étudié et décrit le développement du sporosac des Hydractinies. Il prend même ce développement comme type pour l'ensemble des Tubularides. « Au début, dit-il, les sporosacs sont de simples tubercules creux, nés des parois du blastostyle et formés à la fois par l'endoderme et par l'ectoderme. Bientôt l'endoderme se trouve séparé de l'ectoderme au sommet du sporosac par l'interposition d'une petite masse granuleuse, aux dépens de laquelle se forment les produits sexuels mâles et femelles. A ce moment l'ectoderme s'est différencié en deux couches cellulaires et nous avons dès lors tous les éléments dont se constitue le sporosac complétement développé. L'endoderme devient le spadix; celui-ci est entouré par les produits sexuels; l'interne des deux feuillets de l'ectoderme devient l'endothèque; l'externe devient l'ectothèque.

« Dans les sporosacs d'autres Hydroïdes, dit-il, il apparaît entre l'endothèque et l'ectothèque une membrane intermédiaire dans laquelle on observe des canaux gastro-vasculaires (la mésothèque).

« Je n'ai jamais pu voir, dit Allman, comment se forme

cette membrane; elle apparaît toujours complétement développée dès qu'on peut la reconnaître. » On le voit, ces données sont complétement inexactes et M. Allman reconnaît lui-même l'insuffisance de ses observations. L'existence de l'organe testiculaire dans le sporosac des Hydractinies lui a échappé et son exposé du mode de développement des parties du sporosac est tout différent de ce que j'ai moi-même observé. Les figures schématiques qui ont été publiées par Gegenbauer, d'abord dans l'Atlas de V. Carus et ultérieurement dans son Traité d'anatomie comparée, pour représenter les homologies entre les gonophores des Hydroïdes en général, ne donnent aucun renseignement relativement à l'origine des produits sexuels: Gegenbauer a eu pour but d'établir les homologies qu'il avait constatées entre les sporosacs et les principales formes de Méduses; mais il n'a pas cherché à déterminer la signification des différentes parties de la Méduse dans leurs rapports avec les organes de la génération et l'origine première de ces éléments lui a échappé.

Je n'ai pas parlé jusqu'à présent d'une particularité importante que présente constamment l'organe testiculaire, quand il a atteint la forme d'un croissant. A ce moment il existe dans cet organe une fente horizontale, parallèle à la face concave et à la face convexe de l'organe; les noyaux cellulaires sont disposés en deux couches, séparées l'une de l'autre par cette fente : la couche profonde, adjacente à l'endoderme, est homologue de l'ectoderme du manubrium des Méduses et la couche externe adjacente aux lames médusoïdes représente la couche ectodermique du sous ombrelle des Méduses. Cette fente s'étend en même temps que l'organe testiculaire; quand celui-ci se trouve réduit à n'être plus qu'une mince lame cellulaire, il devient impos-

sible de la distinguer; peut-être même disparaît-elle complétement.

Dans quelques sporosacs j'ai vu la fente de l'organe testiculaire s'ouvrir à l'extérieur à la surface de l'ectoderme (pl. I, fig. 15). Ceci montre que la fente testiculaire n'est que l'extension de la fente que l'on observe dans quelques tubercules tels que celui qui est représenté (pl. I, fig. 13), et qui elle-même n'est que le résultat de la formation de l'organe par invagination. La fente testiculaire doit être considérée comme se formant primitivement par invagination de l'ectoderme, absolument comme cela se produit pour la formation de la cavité digestive de la *Gastrula.* Ce mode de formation de la gastrula par invagination a été observé chez l'Amphioxus, les Cyclostomes et certains Batraciens; les Sagitta, les Phoronis et beaucoup d'autres vers; les Cyclas, Polycera, Eolis, Doris, Pleurobranchus, Arion et Limax, parmi les mollusques; chez plusieurs Échinides et Astérides parmi les Échinodermes, enfin chez plusieurs Cœlentérés tels que la *Pelagia noctiluca, Agalma rubrum,* certaines Actinies, enfin chez les Cténophores. Mais dans tous les types d'organisation on trouve d'autres espèces chez lesquelles la gastrula, au lieu de se développer à la suite de l'invagination d'une moitié de la vésicule blastodermique, se forme par creusement d'une cavité dans un amas de cellules affectant primitivement la forme d'un ovoïde plein. D'après les observations de Van Bambeke, ce serait le cas chez le Pélobate ; il en est de même chez beaucoup d'Annélides, d'Hirudinées, de Trématodes; chez la plupart, si pas chez tous les Arthropodes ; chez beaucoup de mollusques; chez tous les Spongiaires ; enfin chez la plupart des Cœlentérés. Le procédé de formation d'une cavité par creu-

sement conduit au même résultat que l'invagination et doit être considéré comme une simple modification de ce dernier mode.

L'invagination est le procédé primordial : on peut le démontrer facilement par l'étude comparative du mode de formation de la gastrula. On peut observer toutes les transitions entre une véritable invagination et un véritable creusement. On trouve encore une preuve de l'identité fondamentale de ces deux processus de développement dans l'étude comparative du mode de formation des organes nerveux centraux. D'après les récentes observations de Kuppfer, Götte, Rieneck, Œllacher et d'autres la moelle résulte, chez les poissons osseux, d'un simple épaississement du feuillet externe; tandis que chez la plupart des vertébrés elle se forme, par invagination, aux dépens du même feuillet.

L'étude du mode de formation du système nerveux central chez les Arthropodes, chez les mollusques et chez les Vers a conduit à la même conclusion.

Ray Lankester, qui a attiré plus particulièrement l'attention sur l'identité fondamentale de ces deux modes de développement d'une cavité interne, a fait connaître que chez certains mollusques l'otocyste se forme par une véritable invagination du feuillet externe (Céphalopodes, Loligo), tandis que chez d'autres le même organe se forme par développement progressif d'un tubercule cellulaire qui procède du même feuillet embryonnaire (Nudibranches).

De même pour la formation de l'organe testiculaire chez les Cœlentérés, le processus primordial a été l'invagination. Mais secondairement le développement s'est simplifié et la cavité testiculaire s'est formée par la production d'une simple fente dans un tuberculaire cellulaire primiti-

vement massif; cette modification dans l'évolution est le résultat de cette tendance qui sollicite le développement ontogénique d'un organe à devenir plus direct et plus simple que le développement phylogénique : l'ontogénie n'est qu'une simplification, un abrégé, une histoire condensée de l'histoire phylogénique. Ceci est vrai surtout, s'il s'agit d'un organe rudimentaire, comme l'organe testiculaire dans le sporosac femelle. Ce qui est remarquable, c'est que les deux procédés se présentent encore côte à côte dans les sporosacs d'une même espèce, que dis-je, sur un même gonosome d'Hydractinies. Je dois ajouter, cependant, que le procédé du fendillement est beaucoup plus fréquent que l'invagination.

Quelquefois l'organe testiculaire ne se pédiculise pas. Le bourgeon cellulaire de l'ectoderme s'étale dès le début et l'endoderme ne s'insinue pas entre le bourgeon testiculaire et l'ectoderme. Les lames médusoïdes manquent alors, et la lame testiculaire s'applique immédiatement à la face interne de la lamelle hyaline sous-ectodermique. J'ai trouvé quelquefois des sporosacs constitués de cette manière chez les Hydractinies femelles (pl. I, fig. 16).

Dans d'autres individus l'organe testiculaire, au lieu de se développer également dans tous les sens, se porte tout entier d'un côté; il est appliqué contre l'une des faces latérales de l'endoderme. De l'autre côté, l'endoderme se trouve immédiatement accolé à la face profonde de l'ectoderme dont il n'est séparé que par la membrane sans structure. Quand, par exception, l'organe testiculaire se développe de cette manière au lieu d'apparaître à l'extrémité du sporosac, ce qui a lieu dans l'immense majorité des cas, il peut être situé de manière à ne pouvoir être aperçu sur une coupe optique du sporosac. Mais il est toujours possible,

en changeant la position du gonophore, de s'assurer de la présence de l'organe testiculaire. Je n'ai pas trouvé un seul sporosac dans lequel cet organe fît défaut.

Les lames testiculaire et médusoïde s'amincissent beaucoup dans le cours de l'évolution du sporosac, et quand le gonophore est arrivé à maturité, elles se trouvent réduites à l'état de pellicules très-fines qui se confondent en apparence et qui ont même souvent un aspect fibrillaire, à raison de l'allongement considérable et de l'aplatissement des noyaux. Ceux-ci apparaissent alors à la coupe optique comme de petits bâtonnets réfringents.

J'ai cru plus avantageux d'exposer sans interruption le développement de l'organe testiculaire des sporosacs femelles, afin de rendre son histoire plus intelligible et de ne pas être obligé de scinder dans la suite l'exposé du développement de l'œuf.

Je reviens maintenant à la description de la figure 4, pl. I. Ce gonosome porte trois sporosacs inégalement développés. J'ai encore à faire connaître la constitution du sporosac (*c*).

Ce gonophore, beaucoup plus volumineux que celui que nous avons décrit en dernier lieu, affecte une forme globuleuse et sa base étranglée constitue pour l'organe une sorte de pédicule. Ce nouvel aspect du sporosac est principalement déterminé par les modifications qui se sont produites dans la constitution de l'endoderme. L'ectoderme a subi aussi quelques changements; mais ils se résument dans un épaississement peu considérable, dépendant 1° de ce que toutes les cellules de l'ectoderme terminées extérieurement par une surface plane dans les sporosacs plus jeunes, sont devenus convexes; 2° de ce que des vacuoles remplies d'un liquide hyalin ont apparu à leur intérieur. A l'extrémité des sporosacs se trouve un renflement de l'ec-

toderme (fig. 16, 18, 19, 20), dans lequel il est impossible de distinguer aucune trace de territoires cellulaires, même en s'aidant de la solution d'acide osmique, si éminemment favorable pour faire apparaître les contours des cellules de l'ectoderme. Ce renflement terminal paraît formé par des cellules confondues en une masse protoplasmique commune dans laquelle on observe ça et là quelques noyaux. Leur protoplasme est très-finement, mais uniformément granuleux; il ne renferme ni vacuole, ni liquide hyalin. Dans quelque cas j'ai observé dans ce renflement terminal une dépression médiane correspondant peut-être à l'entrée de la fente testiculaire.

Dans le pédicule, aussi bien qu'à la surface de la partie renflée du sporosac, on observe des fibrilles musculaires pâles et grêles. Disposées parallèlement les unes aux autres dans le pédicule, elles se distribuent en divergeant à la surface des glomérules, comme si elles étaient autant de méridiens tracés sur un globe.

Sous les fibrilles musculaires se voit la lamelle hyaline qui, au niveau du pédicule, présente à peu près l'épaisseur qu'elle affecte dans toute l'étendue de la région germinative, tandis qu'elle paraît plus mince dans le renflement terminal des sporosacs. Sous la membrane hyaline se voit la lame médusoïde, puis la lame testiculaire déjà peu distincte de la première, sauf cependant près de l'insertion des lames médusoïdes sur l'endoderme. Celles-ci s'insèrent sur la membrane endodermique par une base élargie (fig. 4, *c* et fig. 21). C'est toujours le cas dans les sporosacs bien développés. Immédiatement en dedans on voit la lame testiculaire se terminer brusquement. Ces deux membranes s'arrêtent toujours au sommet du pédicule, au point où celui-ci commence à s'élargir pour former la partie terminale renflée du sporosac. Dans le pédicule l'endoderme est immé-

diatement appliqué contre la face interne de la lamelle hyaline; dans le renflement terminal du sporosac, il en est séparé par les lames médusoïde et testiculaire.

Dans le pédicule les caractères de l'endoderme sont restés à peu près les mêmes que dans les jeunes sporosacs. On y trouve des cellules semblables à de jeunes œufs au début de leur développement; elles sont fusiformes et se trouvent intercalées, dans l'épaisseur de l'endoderme, entre les cellules prismatiques grêles. Cependant celles-ci sont notablement plus larges et, par conséquent, proportionnellement moins longues que dans la région germinative; leur noyau est plus volumineux. Mais ce qui les distingue surtout des cellules de la région cambiale, c'est qu'au contact de la cavité digestive, elles se sont chargées de globules réfringents et de granules pigmentaires. Par là elles ressemblent déjà beaucoup aux cellules de l'endoderme basilaire.

Au contraire, dans le sporosac proprement dit, les jeunes œufs ont notablement grandi; leur corps primitivement peu développé et peu granuleux s'est considérablement accru; il s'est chargé de granules vitellins au point d'avoir perdu en grande partie sa translucidité. Malgré cette circonstance on y distingue toujours les grandes vésicules germinatives; elles sont restées parfaitement sphériques, tout à fait transparentes et pourvues d'un grand nucléole à nucléolin (granule de Schrön). Quand on traite par l'acide acétique très-faible (sol. de 1 pour 10,000) le vitellus s'éclaircit et l'on reconnaît alors qu'il existe dans les vésicules germinatives, à côté du nucléole, plusieurs granules réfringents, notablement plus petits que le nucléole proprement dit, mais qui paraissent formés de la même substance que lui. Je n'ai pas pu m'assurer si ces globules existent dans les

vésicules germinatives avant l'addition de la solution acidulée. Toujours est-il qu'on ne voit pas de traces de ces nucléoles secondaires dans les vésicules plus jeunes, et que dans les œufs plus avancés ces corpuscules se trouvent plus volumineux à côté du nucléole auquel ils finissent par ressembler complétement. J'ai vu aussi que le nucléolin augmente de volume dans le nucléole à mesure que l'œuf approche de sa maturité. Dans des œufs complétement développés, la substance réfringente des nucléoles est souvent réduite à une mince couche qui entoure comme une fine pellicule le granule de Schrön.

Les œufs prennent peu à peu (fig. 18, 19, 21 et fig. 1 *d* et *c*) une forme arrondie. En augmentant de volume principalement dans leur partie moyenne, les ovules ont exercé une pression croissante sur les cellules de forme prismatique qui les séparaient les uns des autres. Ils ont fini par étrangler ces cellules et par les diviser en deux parties : l'une interne, qui continue à circonscrire le diverticule de la cavité digestive; l'autre externe adjacente à la lame testiculaire. Les portions internes sont beaucoup plus volumineuses ; la plus grande partie des cellules prismatiques primitives est refoulée vers l'intérieur. Il est probable qu'un certain nombre de ces cellules protoplasmiques, grâce à la contractilité de leur substance, se retirent vers l'intérieur plutôt que de se laisser étrangler. Quoi qu'il en soit, les œufs semblent progressivement expulsés de l'endoderme ou plutôt cette membrane se reconstitue autour de la cavité digestive du sporosac de façon à recouvrir complétement les œufs d'un côté. Dès lors les œufs semblent avoir été refoulés entre l'endoderme régénéré et la lame testiculaire. En réalité ils restent plongés dans l'endoderme modifié : car les cellules à petits noyaux qui per-

sistent dans les espaces interovulaires situés sous la lame testiculaire, ne sont que les restes des cellules prismatiques primitives de l'endoderme (fig. 19 et 20, *cio*). Ces espaces interovulaires sont circonscrits d'un côté par la lame testiculaire, de l'autre par les œufs mêmes qui, à raison de leur forme ovoïde, ne peuvent pas se toucher suivant toute leur surface. Mais comme ces espaces sont extrêmement petits, qu'ils ont toujours passé inaperçus aussi longtemps que l'on n'a pas étudié suffisamment le développement des sporosacs, il a été affirmé que les œufs se trouvent toujours chez les Hydroïdes entre l'endoderme et l'ectoderme. Les lames testiculaire et médusoïde, à raison de leur peu d'épaisseur, ne se reconnaissent que si l'on a suivi leur développement. En fait, chaque œuf n'est en contact avec la lame testiculaire que par cette partie agrandie de sa surface qui s'appliquait contre la lamelle hyaline, quand il était encore simple cellule endodermique. Par tout le reste de leur surface les œufs demeurent en contact avec des éléments endodermiques : les cellules interovulaires, les œufs voisins et les cellules de l'endoderme régénéré.

L'endoderme régénéré à l'intérieur du sporosac constitue ce que Allman a appelé le spadix du sporosac. Il se moule sur les œufs et tantôt il s'élève jusqu'au sommet du gonophore (fig. 19), tantôt il en reste séparé par un œuf (fig. 20). Le spadix est formé par des cellules cylindroïdes pourvues chacune d'un petit noyau, de globules réfringents et de granulations pigmentaires. Ces cellules sont aussi pourvues d'un cil et elles ressemblent beaucoup aux cellules épithéliales de la portion basilaire du corps. Cet épithélium se continue avec celui du pédicule qui, à son tour, passe à l'épithélium de la région gastrique.

J'ai exposé jusqu'ici l'évolution des sporosacs aux diffé-

rents moments de leur développement; leur étude comparative a suffi pour montrer :

1° Que les œufs sont primitivement de simples cellules endodermiques et qu'ils se trouvent déjà différenciés dans l'épaisseur de l'endoderme avant que le sporosac ait commencé à se former;

2° Que les œufs, en se développant, cessent de concourir à la délimitation de la cavité digestive. Il est probable qu'ici comme chez les Spongiaires, le cil de la cellule endodermique est successivement retiré comme le serait un pseudopode et qu'il finit par se fondre dans le corps protoplasmique de la cellule en voie de se transformer en œuf;

3° Que les œufs semblent venir prendre position entre l'endoderme et l'ectoderme, tandis qu'en réalité ils restent entourés sauf là où ils sont en contact avec la lame testiculaire par des éléments de l'endoderme;

4° Qu'une partie seulement des jeunes œufs qui se trouvent primitivement dans le sporosac atteignent leur maturité. Les autres, logés dans l'endoderme du pédicule, restent stationnaires au lieu de se développer et bientôt ils s'atrophient; ils reprennent probablement les caractères des cellules épithéliales voisines; ce sont des œufs avortés;

5° Entre l'ectoderme et l'endoderme se développe aux dépens de l'ectoderme un testicule rudimentaire, qui se réduit dans le sporosac adulte à une mince lamelle cellulaire. Il en est de même de la lame médusoïde, dépendance de l'endoderme, qui va s'interposer entre la lame testiculaire et la membrane hyaline. Celle-ci conserve toujours sa même position à la face profonde des cellules de l'endoderme, dont elle n'est séparée que par la couche musculaire. C'est seulement quand tous les œufs sont déjà

formés que l'organe testiculaire commence à se montrer. au sommet du sporosac. Il n'y a donc aucun lien génétique entre cette dépendance de l'ectoderme et les produits sexuels femelles.

Pour terminer je dois dire encore quelques mots des parois du corps dans la région germinative, après la formation des premiers sporosacs. Chez des individus comme ceux que j'ai figurés (pl. I fig. 2, 3 et 4), la vraie zone germinative se trouve entre les lignes horizontales *x* et *y*, *y* passant par le sommet de l'entonnoir qui surmonte la cavité gastrique. En effet dans cette région l'endoderme est constitué par de jeunes œufs déjà caractérisés par leur belle vésicule germinative et par des cellules prismatiques allongées. C'est dans cette région seulement que se forment de nouveaux sporosacs d'après le procédé que j'ai longuement décrit. Jamais un jeune sporosac ne se trouve dans un autre point du corps du gonosome. Plus bas, au contraire, au-dessous de la ligne *x* se voit dans la fig. 4 un sporosac bien développé; chez des gonosomes adultes on en voit souvent un grand nombre (fig. 1); j'en ai compté jusqu'à douze, insérés au-dessous de cette ligne. Ils se trouvent fixés alors en des points du corps où l'endoderme présente tous les caractères de l'épithélium que j'ai décrit comme caractérisant la région basilaire ou gastrique du gonosome. Il y a décroissance régulière et progressive de bas en haut quant au volume et au développement des sporosacs. En dessous des sporosacs les plus avancés on en trouve souvent un ou plusieurs qui, ayant évacué leurs œufs, subissent une véritable dégénérescence. Ce sont des gousses flétries qui ont laissé échapper leur semence; je les appellerais volontiers des corps jaunes, si je ne craignais

d'appliquer un mot pourvu d'une signification anatomique bien précise à un organe qui a une tout autre valeur morphologique. Ces sporosacs flétris sont physiologiquement à la région germinative de notre gonosome, ce que les corps jaunes sont à l'ovaire.

Si, d'un autre côté, l'on considère que la région gastrique d'un gonosome est d'autant plus longue que celui-ci a porté un plus grand nombre de sporosacs, tandis que la région cambiale conserve toujours la même longueur, on reconnaîtra que la région gastrique s'étend progressivement aux dépens de la région germinative au fur et à mesure que se forment les sporosacs; et qu'en même temps, la région germinative envahit progressivement la région cambiale. Celle-ci se déplace peu à peu de bas en haut à la suite de la transformation progressive de nouvelles cellules de l'endoderme cambial en ovules.

L'endoderme de la région cambiale se régénère lui-même, probablement par multiplication cellulaire, absolument comme le font les cellules du cambium des dicotylédones qui donnent naissance à de nouvelles couches d'écorce et de bois, tout en conservant la même épaisseur et la même puissance génératrice. C'est cette comparaison physiologique avec le cambium végétal qui m'a déterminé à donner à cette région du corps le nom de région cambiale.

Il ne se développe pas de sporosacs sur tout le périmètre de la région germinative, quoique sur tout son pourtour l'endoderme renferme de jeunes œufs. Or, les jeunes œufs ne mûrissent que dans les sporosacs; il faut donc qu'une partie des jeunes œufs avortent pendant la transformation progressive de l'épithélium germinatif en épithélium gastrique. On reconnait en effet, quand on examine la région germinative, que les plus grosses vésicules germinatives

se trouvent dans la partie moyenne de cette région. Vers la ligne x elles sont moins volumineuses et passent insensiblement aux noyaux des cellules gastriques. Au contraire, les noyaux de transition qu'on trouve vers la ligne y sont des noyaux de cellules cambiales en voie de devenir des vésicules germinatives. Les ovules avortés deviennent-ils de simples cellules gastriques ou bien s'atrophient-ils complétement de façon à disparaître? Je ne pourrais encore pour le moment donner à cette question une réponse catégorique.

Le fait de l'avortement physiologique d'un grand nombre d'œufs en voie de développement est fréquent chez des formes appartenant à divers types d'organisation. Combien de milliers de vésicules de de Graaf avortent dans l'ovaire des mammifères! Combien on en trouve encore, tout au début de leur développement chez la femme arrivée à l'âge critique, ou chez la poule perdant les attributs extérieurs de son sexe! Les prétendues cellules vitellogènes des insectes ne sont-elles pas des œufs avortés? Il en est certainement ainsi des trois cellules qui, chez les Daphnies, sont constamment accolées à l'œuf en voie de développement (P.-E. Müller); chez un certain nombre de Phyllopodes et spécialement chez les Apus le même fait a été établi par les belles observations de von Siebold.

Je puis terminer ici l'étude du gonosome femelle et des sporosacs auxquels il donne naissance. Car le gonosome porteur d'un grand nombre de sporosacs ne diffère guère de celui que j'ai représenté (pl. I, fig. 4), qu'en ce que chez lui la région gastrique est notablement plus longue et en ce que dans la partie de cette région qui avoisine la région germinative s'insèrent un grand nombre de sporosacs d'autant plus volumineux qu'ils se trouvent insérés plus bas.

Je pourrais aussi compléter ici la description de l'œuf et exposer les phénomènes de sa maturation progressive; mais je ne veux m'occuper dans ce travail que de la question de l'origine des produits sexuels. Je signalerai seulement, en terminant, ce fait important qu'il n'existe autour des œufs arrivés à maturité ni membrane, ni rien qui rappelle l'albumen des oiseaux. Quelques auteurs ont décrit une membrane mince autour de l'œuf de certains Cœlentérés. Je ne sais si cette membrane existe quelquefois; mais elle manque positivement chez les Hydractinies. Huxley a démontré qu'elle fait défaut chez les Siphonophores; Gegenbauer pense qu'elle n'existe ni chez les Calycophorides ni chez les Physophorides; Allman et Schulze l'ont cherchée en vain chez les Cordylophores.

Enfin, Hæckel a établi que l'absence de toute membrane vitelline et de tout chorion autour de l'œuf des Spongiaires est une particularité distinctive de l'œuf de ces Zoophytes inférieurs.

Gonosome mâle.

Les colonies mâles présentent comme les colonies femelles, le phénomène du polymorphisme. Toute colonie mâle se compose d'Hydranthes, de gonosomes et de zooïdes spiraloïdes. On y trouve des gonosomes à tous les états de développement et il n'est pas difficile d'en découvrir chez lesquels on n'aperçoit encore aucune trace de sporosac. Le corps de ces jeunes individus est tout à fait constitué comme celui des jeunes gonosomes de sexe femelle; indépendamment de l'extrémité supérieure renflée et qui affecte plus ou moins la forme d'un chou-fleur, on peut distinguer une région cambiale, une région germinative et une région gastrique. La cavitégastrique est assez large;

elle se rétrécit brusquement à son extrémité supérieure et se termine par un entonnoir renversé dont le sommet correspond à la limite de la région cambiale. Quant à la structure des gonosomes mâles, elle est la même que celle des femelles : l'ectoderme présente chez eux les mêmes caractères; les pseudotentacules ne sont que des épaississements de cette couche cellulaire dans lesquels se développe une grande quantité d'organes urticants. Sous l'épiderme se trouve la couche musculaire appliquée à la face externe de la membrane hyaline. L'endoderme est constitué chez le mâle comme chez la femelle, au moins en ce qui concerne les régions gastrique et cambiale. Par contre, dans cette partie du corps du gonosome qui correspond à la région germinative de la femelle, on ne trouve pas d'ovules semblables à ceux que j'ai décrits plus haut. Les cellules qui constituent l'endoderme de cette région ressemblent en tous points à l'épithélium endodermique de la région cambiale. Néanmoins on y rencontre çà et là des cellules qui ont des noyaux notablement plus grands à côté d'autres qui, à ce point de vue, ne diffèrent en rien des cellules cambiales ordinaires (pl. II, fig. 4). Il est impossible de confondre avec de jeunes œufs les cellules endodermiques à grands noyaux que l'on trouve chez le mâle. Mais le fait que certaines cellules tendent à se différencier des cellules voisines, démontre évidemment que cette région est homologue de la région germinative du gonosome femelle et que non-seulement la couche cellulaire aux dépens de laquelle se forment les ovules chez les femelles, mais les ovules eux-mêmes se trouvent chez le mâle plus ou moins différenciés. Je rappellerai, à ce sujet, une observation intéressante faite il y a longtemps par von Wittich : il a démontré que, chez le Crapaud, le testicule est enveloppé

d'une couche cellulaire qui est homologue de l'ovaire de la femelle; que dans cette couche apparaissent de véritables œufs qui peuvent atteindre dans certains cas un assez grand développement, de façon à ressembler complétement à de jeunes œufs de la femelle, sans cependant atteindre jamais leur maturité chez le mâle. Waldeyer a reconnu cette même couche cellulaire représentant un ovaire rudimentaire chez l'embryon mâle du poulet, voire même chez les mammifères. Bien plus, il a vu des éléments semblables à de jeunes œufs apparaître chez le mâle et se former aux dépens de cette couche épithéliale superficielle. Je n'ai jamais trouvé chez le gonosome mâle des Hydractinies de vrais ovules semblables à ceux que j'ai décrits dans la couche germinative du gonosome femelle; mais les cellules à noyaux plus volumineux qui y existent constamment représentent incontestablement l'une des phases de la transformation des cellules endodermiques ordinaires en ovules. Si cette interprétation est exacte, l'on peut affirmer l'existence d'un ovaire rudimentaire chez le mâle des Hydroïdes. Ce qui confirme cette manière de voir, c'est que dans le développement des sporosacs mâles, l'endoderme germinatif se comporte exactement comme dans les jeunes sporosacs femelles. Une autre raison qui doit faire admettre chez le mâle une région germinative homologue de celle du gonosome femelle, c'est que les sporosacs mâles ne se développent jamais que dans une zone étroite, parfaitement limitée, qui correspond exactement à la zone germinative de la femelle.

Le mode de développement des sporosacs est identique à celui que j'ai décrit chez le gonosome femelle. Ces sporosacs sont, au début, de simples diverticules des parois du corps, formés à la fois par l'ectoderme et par

l'endoderme; la cavité digestive s'y prolonge et s'y termine en un cul-de-sac circonscrit par l'endoderme soulevé (pl. II, fig. 1 *a* et fig. 5). Le sporosac passe successivement dans le cours de son évolution par la forme d'un tubercule conoïde, d'un ovoïde à grand axe plus ou moins perpendiculaire à l'axe du corps du gonosome; enfin il devient globulaire en même temps qu'il se pédiculise. Tant que le sporosac a la forme d'une ovoïde allongé, le prolongement de la cavité digestive qui s'étend à son intérieur se réduit à une fente, l'endoderme étant alors adossé à lui-même, de façon à effacer plus ou moins complétement la cavité. Quand, au contraire, l'ovoïde se rétrécit à sa base pour devenir un véritable pédicule et qu'il se renfle dans la plus grande partie de son étendue pour constituer le sporosac proprement dit, la cavité digestive du gonophore se dilate progressivement.

Dans un jeune sporosac semblable à celui que j'ai dessiné (pl. II, fig. 7, 8 et 9), il s'est formé aux dépens des cellules de l'ectoderme et de la même manière que je l'ai décrit plus haut pour le sporosac femelle, un bourgeon cellulaire arrondi qui déprime l'endoderme. Ce bourgeon est, dès le début, un peu plus volumineux que chez la femelle; il est constitué par quelques cellules ectodermiques de forme conoïde dans lesquelles on distingue deux et quelquefois trois noyaux. J'ai vu aussi, dans quelques cas, ce tubercule résulter d'une véritable invagination de l'ectoderme (fig. 8). Ce bourgeon, qui n'est autre chose que le testicule en voie de développement, s'accroit par multiplication cellulaire; il s'élargit et se développe dans tous les sens. L'endoderme se moule véritablement sur lui de façon à former exactement le contre-moule du bourgeon. De là résulte la production de

deux cornes endodermiques, les lames médusoïdes, (pl. II, fig. 9, 10 et suivantes).

Le bourgeon testiculaire s'aplatit et s'étale; il se glisse véritablement entre l'endoderme et les deux cornes qui en partent latéralement. La face profonde du bourgeon, d'abord convexe, devient concave, et tandis que primitivement l'endoderme avait l'air de se mouler sur le bourgeon, c'est maintenant le bourgeon qui paraît se mouler sur la partie terminale de l'endoderme (pl. II, fig. 11).

Le bourgeon prend ainsi la forme d'une calotte ou d'une soucoupe qui, à la section optique, a l'apparence d'un croissant. Les cornes endodermiques s'élèvent rapidement, de façon à étrangler de plus en plus le pédicule par lequel l'organe testiculaire se trouve encore en continuité avec le tissu ectodermique. Ce pédicule se rétrécit et l'organe testiculaire finit par se détacher complétement de l'ectoderme. Les deux cornes ou plutôt les lames médusoïdes se sont alors soudées entre elles et le testicule isolé se trouve entouré de toutes parts par des éléments endodermiques. Mais les lames médusoïdes, formées par une seule rangée de cellules plates, sont très-minces et par là le testicule paraît situé entre l'endoderme et l'ectoderme.

A ce moment, le testicule est formé d'un grand nombre de cellules dont les noyaux seuls sont bien distincts (pl. II, fig. 10 et suiv.). Ces noyaux sont extrêmement rapprochés l'un de l'autre. Ils ont une forme sphérique, des contours pâles et ils sont encore pourvus d'un petit nucléole (pl. II, fig. 10, 11 et 12). Ils paraissent logés dans une substance protoplasmique commune assez réfringente. Je n'ai jamais réussi, ni en employant l'acide osmique, ni en me servant de l'acide acétique faible, ni en traitant par

les matières colorantes, à distinguer les circonscriptions cellulaires des éléments du testicule. Je ne sais si les cellules sont distinctes ou si elles sont différenciées seulement par leurs noyaux.

L'organe testiculaire grandit; il devient une couche cellulaire épaisse, étalée comme un gros bourrelet tout autour de l'extrémité du spadix endodermique (pl. II, fig. 12, 13 et 14 et fig. 1 *e*); en même temps, les lames médusoïdes s'amincissent notablement. Dans les jeunes sporosacs, quand le testicule est encore rudimentaire, il y a continuité entre le tissu cellulaire des cornes de l'endoderme et la couche épithéliale du spadix; mais quand le testicule a atteint le développement de ceux que j'ai représentés (fig. 12, 13 et 14), les cornes sont nettement séparées du spadix sur les parois duquel elles s'insèrent par une base élargie.

L'ectoderme des sporosacs mâles diffère assez notablement de celui des femelles. Dans les jeunes sporosacs mâles, il est proportionnellement plus épais, tandis que dans les sporosacs plus avancés il est notablement plus mince. Le développement de l'ectoderme au point de vue de son épaisseur aux différents moments de l'évolution des sporosacs est donc différent dans les deux sexes. Il semble qu'il y ait un rapport inverse de développement entre l'organe testiculaire et l'ectoderme. Quand le testicule est rudimentaire, l'ectoderme est plus épais; c'est le contraire quand le testicule se développe. Je n'ai jamais trouvé autour d'un sporosac mâle bien développé un ectoderme formé de ces grandes cellules convexes et pourvues d'un système de vacuoles remplies d'un liquide hyalin. Ces cellules sont toujours plates, très-larges, peu nombreuses et nettement circonscrites (pl. I, fig. 5). F. E. Schulze a

signalé le même fait dans les gonophores mâles du *Cordylophora.*

Quant aux cellules de l'endoderme, elles se modifient principalement en ce que leur largeur augmente, en ce qu'elles se creusent de vacuoles et en ce qu'elles se chargent, au contact de la cavité digestive, de globules réfringents et de granules pigmentaires d'une couleur rose. C'est cette matière pigmentaire répandue dans tous les zooïdes des colonies mâles et femelles, principalement dans les cellules endodermiques de la région gastrique, qui donne à ces polypes leur teinte rosée, couleur de chair. Quand on examine un sporosac mâle à un faible grossissement, on distingue toujours le spadix du sporosac, tranchant par sa coloration rose, sur le blanc mat de la calotte testiculaire.

Déjà dans un jeune testicule comme celui qui se trouve figuré (pl. II, fig. 11), on distingue une petite fente semblable à celle qui existe toujours dans l'organe testiculaire du sporosac femelle. Mais dans l'organe testiculaire du mâle, la fente se trouve toujours près de la surface. Elle sépare de la plus grande partie de la masse cellulaire du testicule une couche superficielle formée d'une seule rangée de cellules. Cette fente se développe en même temps que le testicule et les cellules superficielles forment, au tissu séminal, un véritable épithélium. Cet épithélium est homologue de l'ectoderme du sous-ombrelle des Méduses; le testicule lui-même peut être considéré comme représentant la couche ectodermique du manubrium d'une Méduse mâle; la fente testiculaire est homologue de la qui, dans la Méduse, existe entre le manubrium et la face interne du manteau. Phylogéniquement il faut con-

sidérer le sporosac comme ayant précédé la Méduse. Le sporosac n'est que l'organe reproducteur qui a pu s'isoler et atteindre la forme de Méduse, grâce au mode de développement de l'organe testiculaire par invagination de l'ectoderme. La fente testiculaire n'est que le reste de la cavité résultant de cette invagination primordiale (*Einstülpungshöhle*). Le système des canaux radiés de la Méduse et le canal circulaire du bord de l'ombrelle se sont formés aux dépens de la lame endodermique que j'ai appelée pour ce motif la lame médusoïde. Il en est de même des cellules endodermiques qui constituent toujours la charpente des tentacules.

L'épithélium superficiel du testicule ne donne jamais naissance à des spermatozoïdes. Il subit, au contraire, dès que l'organe approche de sa maturité une sorte de dégénérescence graisseuse. Il n'est plus possible alors de distinguer les noyaux des cellules et l'on trouve dans cette couche un grand nombre de globules très-réfringents de dimensions variables (pl. II, fig. 14).

Mes observations sur le développement des spermatozoïdes ne sont pas encore assez complètes pour me permettre d'en donner la description. Je signalerai seulement ce fait que les noyaux de la masse testiculaire deviennent tellement nombreux qu'ils finissent par se toucher, quand le testicule a atteint le développement que j'ai représenté (pl. II, fig. 14). Ces noyaux sont alors fort petits et ils paraissent dépourvus de nucléole. Les caractères des spermatozoïdes sont semblables à ceux du *Cordylophora* et de l'Hydre d'eau douce; mais la tête me paraît notablement plus petite chez les Hydractinies.

Habituellement le sporosac mâle, arrivé à son complet développement, a une forme parfaitement symétrique : le

spadix occupe l'axe du sporosac et il est recouvert de toutes parts par le testicule qui se comporte vis-à-vis de lui comme un dé à coudre vis-à-vis de l'extrémité du doigt qui le porte. Mais on trouve çà et là des sporosacs tout à fait dissymétriques (pl. II, fig. 1, *d*); on reconnaît alors que le testicule entoure à la manière d'un bourrelet dont le plan serait horizontal le spadix dont l'axe est supposé vertical. Dans ce cas le spadix est accolé contre l'ectoderme, et dans certaines positions du sporosac on voit le spadix, au milieu, se porter jusqu'à l'extrémité du sporosac; à droite et à gauche du spadix on distingue la coupe optique du bourrelet testiculaire. Quelquefois le testicule se trouve tout entier développé sur l'un des côtés du sporosac et le spadix occupe l'autre côté. Ces différences dépendent exclusivement du mode de croissance et de la position du bourgeon testiculaire, au moment de son apparition. Elles sont du reste sans importance au point de vue morhologique.

CONCLUSIONS.

Chez les Hydractinies

1° Les œufs se développent exclusivement aux dépens des cellules épithéliales de l'endoderme. Ils restent, jusqu'au moment de leur maturité, entourés par les éléments de l'endoderme.

2° Le testicule et les spermatozoïdes se développent aux dépens de l'ectoderme; cet organe résulte de la transformation progressive d'un repli cellulaire primitivement formé par invagination.

3° Il existe dans les sporosacs femelles un rudiment d'organe testiculaire; dans les sporosacs mâles un rudi-

ment d'ovaire. Les sporosacs sont donc morphologiquement hermaphrodites.

L'endoderme et l'ectoderme ont, au point de vue sexuel, une signification opposée. S'il est vrai que les organes se forment par différenciation anatomique à la suite d'une division du travail physiologique, il faut admettre que, primitivement, l'ectoderme tout entier était chargé de la fonction sexuelle mâle, et que l'endoderme remplissait la fonction sexuelle femelle. Si l'ectoderme peut être appelé feuillet animal (nerveux et musculaire), parce que les cellules de l'épiderme, du système nerveux et du système musculaire résultent d'une différenciation progressive des cellules de l'ectoderme, ce feuillet doit être considéré en même temps comme le feuillet mâle L'endoderme est le feuillet femelle en même temps que le feuillet végétatif.

La fécondation consiste dans l'union d'un œuf, produit de l'endoderme avec un certain nombre de spermatozoïdes, produits de l'ectoderme; cet acte n'a d'autre but que de rassembler des éléments chimiques de polarité opposée, qui, après avoir été réunis un instant dans l'œuf, se séparent de nouveau; car chez la plupart des animaux, dès que la division du vitellus en deux apparaît, les éléments aux dépens desquels va se former l'ectoderme sont déjà séparés de ceux qui vont fournir le feuillet interne de l'embryon.

L'individualité nouvelle se trouve réalisée au moment où l'union entre les éléments de polarité opposée s'opère, absolument comme la molécule d'eau se forme par l'union des atomes d'hydrogène et d'oxygène.

Observation. — Il résulte de toutes les dernières observations embryogéniques faites chez les vertébrés, que le feuillet moyen de von Baër et de Remak ne donne nais-

sance qu'à l'épithélium de la cavité péritonéale primitive. Or, d'après les observations de Waldeyer, l'épithélium superficiel de l'ovaire des vertébrés n'est que cette partie de l'épithélium péritonéal qui recouvre la plaque moyenne (Mittelplatte de Remak). Les observations de Götte, de Peremeschko, de Schenk, d'Œllacher, de Rieneck, ont démontré que le feuillet interne et le feuillet moyen de Remak ne sont que des parties différenciées d'une même couche cellulaire (l'endoderme) qui dérive tout entière du vitellus blanc chez les Batraciens. L'épithélium sexuel femelle, qui persiste à la surface de l'ovaire des mammifères, aux dépens duquel se forment les tubes ovariens, les vésicules de de Graaf et les canaux de Müller, dérive donc, en dernière analyse, de l'endoderme. Le testicule se forme aux dépens du canal de Wolff, d'après les observations de Waldeyer et de plusieurs autres embryogénistes. Or, MM. His, Hensen et Waldeyer font dériver le canal de Wolff du feuillet externe (ectoderne) par l'intermédiaire du cordon axial. Le testicule dériverait donc aussi chez les vertébrés du feuillet ectodermique. Mes conclusions se trouveraient ainsi confirmées dès aujourd'hui en ce qui concerne l'embranchement des vertébrés. Les vertébrés sont les seuls chez lesquels, indépendamment des Zoophytes, l'origine des organes sexuels ait été recherchée; mais il est probable que ces résultats se vérifieront pour l'ensemble du règne animal.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche I.

HYDRACTINIA ECHINATA.

Gonosomes femelles.

Fig. 1. — Gonosome femelle adulte portant un grand nombre de sporosacs à différents états de développement. Les sporosacs sont d'autant plus développés qu'ils se trouvent plus éloignés de la région germinative située entre les lignes *x* et *y*. — *a*, sporosac en voie de développement et n'étant encore qu'un simple diverticule de la région germinative (obj. 3 de Hartnack).

Fig. 2. — Jeune gonosome avant la formation des sporosacs. — *a*, région gastrique. — *b*, région germinative limitée par les lignes *x* et *y*. — *c*, région cambiale limitée par les lignes *y* et *z*. — *d*, renflement céphalique en chou-fleur, portant des pseudotentacules (obj. 5 de Hartnack).

Fig. 3. — Jeune gonosome portant un sporosac en voie de développement (*b*) (obj. 5 de Hartnack).

Fig. 4. — Gonosome plus avancé portant trois sporosacs inégalement développés *a*, *b*, *c*. Le sporosac *b* montre l'organe testiculaire sous forme d'un croissant (obj. 5 de Hartnack).

Fig. 5. — Cellules de l'ectoderme; *a*, vues de profil et reposant sur la lame hyaline dont elles sont séparées par des fibres musculaires; *b*, vues de face (obj. 10 imm. Hartnack; préparation à l'acide osmique).

Fig. 6. — Cellules de l'ectoderme à vacuoles et gonflées par un liquide hyalin. — *a*, vues de profil; *b*, vues de face (même grossissement et même mode de préparation que précédemment).

Fig. 7. — Cellules de l'endoderme dans la région gastrique vues de profil.

Fig. 8. — Cellules de l'endoderme dans la région germinative. On distingue les ovules et les cellules prismatiques allongées.

Fig. 9. — Mêmes cellules de la région cambiale.

Fig. 10. — Mêmes cellules de la région céphalique.

Les figures 7 à 10 ont été dessinées d'après des préparations de l'endoderme traité par une solution très-faible $\frac{1}{10000}$ d'acide acétique et vues au moyen de l'objectif à immersion 10 de Hartnack.

Fig. 11. — Sporosac qui n'est encore qu'un simple diverticule du tube digestif (obj. 9. de Hartnack).

Fig. 12 et 13. — Jeunes sporosacs. Les ovules s'éloignent de la cavité digestive. L'organe testiculaire apparaît comme simple épaississement de l'ectoderme. La figure 13 montre cet organe se formant par invagination.

Fig. 14. — Phase ultérieure du développement du sporosac. On voit dans le tubercule ectodermique la fente testiculaire. Un épithélium endodermique recouvre déjà la face interne des œufs.

Fig. 15. — Formation de l'organe testiculaire par invagination. La fente testiculaire s'ouvre à l'extérieur du sporosac.

Fig. 16. — L'organe testiculaire n'est pas séparé de l'ectoderme par des lames médusoïdes.

Fig. 17. — L'organe testiculaire détaché de l'ectoderme montre la fente testiculaire.

Fig. 18, 19 et 20. — Les phases ultérieures du développement des sporosacs; *c*, *i*, *o*, sont des cellules endodermiques interovulaires.

Les figures 12 à 20 ont été dessinées au même grossissement (obj. 8 de Hartnack).

Fig. 21. — Portion d'un sporosac pour montrer la lamelle hyaline *l*, *h*, *o*, sous-ectodermique séparée des œufs par la lame médusoïde *lm* et par l'organe testiculaire *o*, *t*, (obj. 10 à imm de Hartnack).

Planche II.

Hydractinia echinata.

Gonosomes mâles.

Fig. 1. — Gonosome adulte portant plusieurs sporosacs mâles à différents degrés de développement en dessous de la région germinative limitée par les lignes *x* et *y*. Les sporosacs sont désignés par les lettres *a*, *b*, *c*, *d*, *e*. Dans le sporosac *b* on voit le testicule en voie de développement aux dépens de l'ectoderme (obj. 5 de Hartnack).

Fig. 2. — Jeune gonosome mâle avant l'apparition des sporosaes. *a*, région gastrique; *b*, région germinative; *c*, région cambiale; *d*, renflement céphalique portant des pseudotentacules (obj. 3 de Hartnack).

Fig. 3. — Jeune gonosome portant un sporosae ovoïde et un autre apparaissant sous forme d'un tubercule sur les parois de la région germinative (obj. 3 de Hartnack).

Fig. 4. — Cellules endodermiques de la région cambiale (obj. 10 à imm. de Hartnack). Certaines cellules renferment des noyaux plus volumineux (ovules).

Fig. 5. — Fibres musculaires montrant leur continuité avec des cellules de l'ectoderme. Elles proviennent de la région gastrique d'un zooïde spiraloïde. Préparation obtenue par dilacération après macération pendant deux jours dans une solution de chlorure de platine et d'acide chromique (obj. 10 à imm. de Hartnack).

Fig. 6. — Membrane hyaline montrant la striation longitudinale de sa face externe. Mêmes renseignements que pour la figure 5.

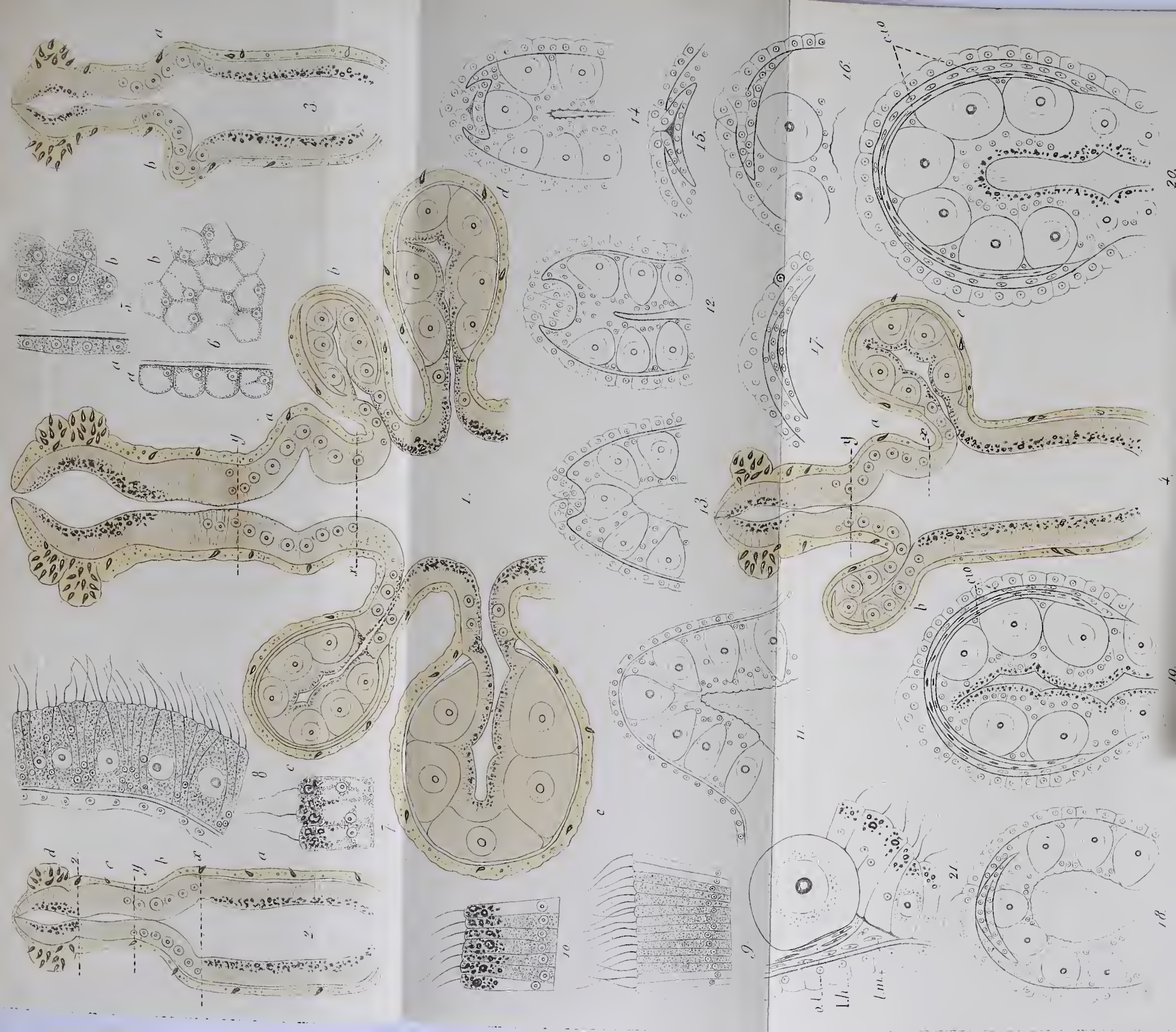
Fig. 7, 8 et 9. — L'organe testiculaire à son début. Il se forme aux dépens de l'ectoderme soit par épaississement (fig. 7 et 9), soit par invagination (fig. 8).

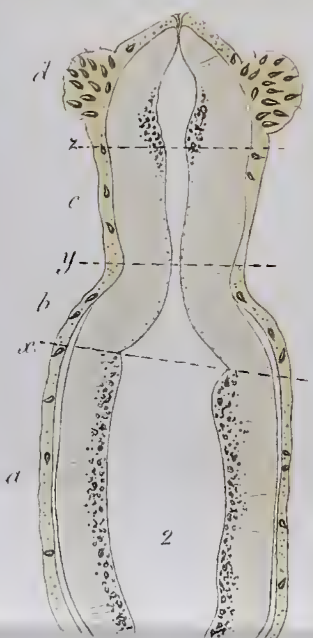
Fig. 10. — Le testicule grandit et s'aplatit.

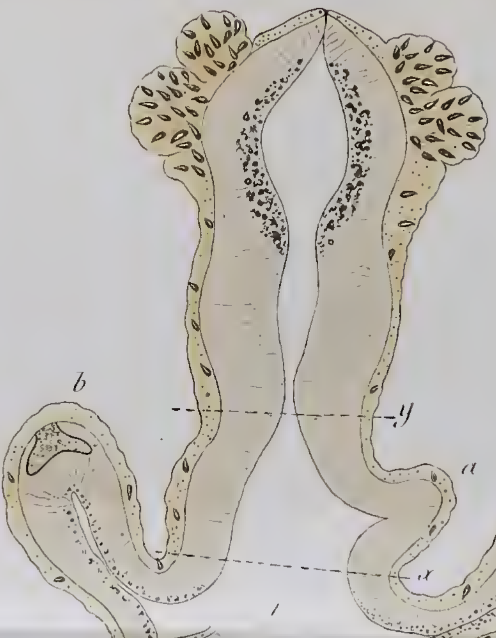
Fig. 11. — Le testicule prend la forme d'une calotte. Il se pédiculise et l'on distingue nettement les lames médusoïdes. La fente testiculaire est très-apparente.

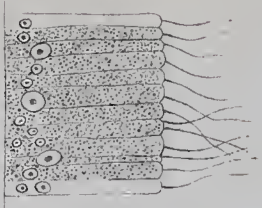
Fig. 12, 13 et 14. — Développement ultérieur des sporosaes mâles.

Les figures 7 à 14 sont dessinées au même grossissement (obj. 8 de Hartnack).

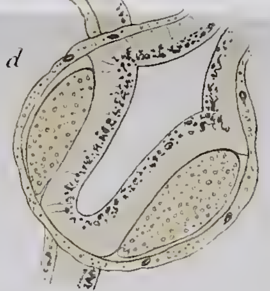




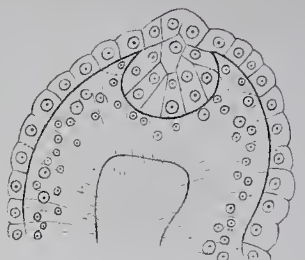






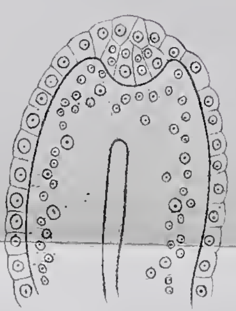


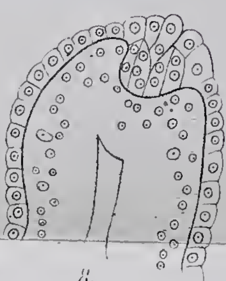


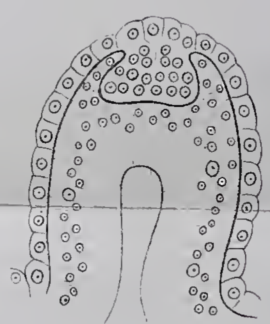




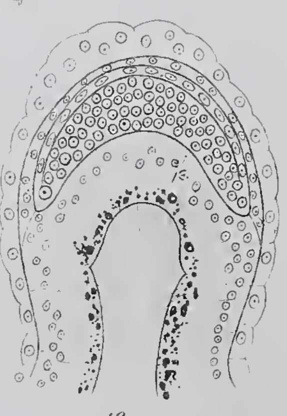


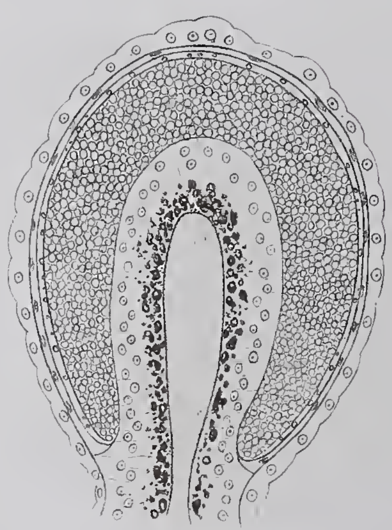


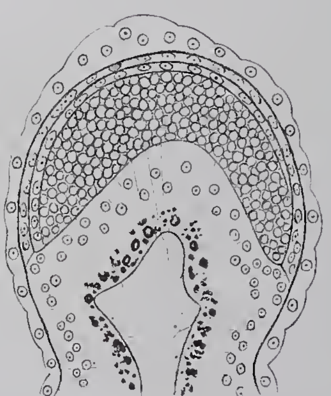




11.







Lith G. Severeyns, Bruxelles.